ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 94

12

ДЕКАБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2009

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Ответственный редактор номера **И. И. Шамров**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *О. В. Гусихина, Л. Д. Колосова* и *М. Н. Сенина*
Компьютерная верстка *Н. М. Крыловой*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 94, № 11: 18.11.2009.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 13.11.2009. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.7. Уч.-изд. л. 15.8. Тираж 339 экз. Тип. зак. № 1417. С 232

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

УДК 581.1; 581.2

© Ю. В. Гамалей, С. Н. Шереметьев

C_4-ТРАВЫ СТАРОГО И НОВОГО СВЕТА

Yu. V. GAMALEI, S. N. SCHEREMET'EV. C_4 HERBS OF THE OLD AND NEW WORLD

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: ygamalei@mail.ru
Поступила 15.04.2009

Проведен сравнительный анализ происхождения, распространения, структурного и биохимического разнообразия вариантов C_4-синдрома на континентах Старого и Нового Света. Показано сходство эволюционных рядов синдрома в базовых для C_4-флор Евразии и Америки таксономических группах семейств *Chenopodiaceae* и *Asteraceae*. Обсуждаются механизмы индуцированного аридизацией климата в миоцене появления C_4-трав, становления и экспансии образованных ими травяных биомов на обоих континентах. Делается заключение о независимых корнях C_4-флор Старого и Нового Света, но сходных во многих отношениях результатах эволюции в общем направлении. В качестве контролирующего механизма, обеспечивающего временной параллелизм и поэтапное сходство итогов эволюции, обсуждаются глобальные изменения климата планеты в неогене, в частности совокупный эффект аридизации континентов и нарастающего дефицита CO_2 в атмосфере. Анализируются возрастные и структурно-функциональные различия C_4-трав, специфика сформированных ими биомов, связь с динамикой климатических процессов на каждом из континентов.

Ключевые слова: C_3-травы, C_4-травы, климат, аридные экосистемы, флоры, миоцен, эволюция, фотосинтез.

Исследования эколого-географических аспектов эволюции C_4-флор, имеющие полувековую историю, в последнее десятилетие на волне осознания неустойчивости глобального климата и общего интереса к закономерностям его изменений и индуцированных ими изменений растительного покрова вступили в новую фазу развития. Для каждого континента накоплен достаточный для обсуждения сравнительный материал по эволюции C_4-флор (Sage et al., 1999a, b; Sage, 2001, 2004, 2005; Ehleringer et al., 2002; Epstain et al., 2002; Fox, Koch, 2004; Ehleringer, 2005; Muhaidat et al., 2007; Edwards, Still, 2008; Osborne, 2008, и др.). Сравнение евразийского и американского континентов в этом отношении особенно интересно. В области тропических и субтропических широт, заключенной между 40-ми параллелями, где обитает основная масса C_4-трав (Sage et al., 1999a), эти континенты разобщены Мировым океаном на такое удаление, что естественный межконтинентальный перенос едва ли значителен. В высоких широтах, где эти континенты располагаются ближе, C_4-виды практически отсутствуют. Малый возраст мировой C_4-флоры, исчисляемый 5—8 млн лет (Pagani et al., 1999; Sage, 2001; Ehleringer, Cerling, 2002; Tipple, Pagani, 2007), и незначительные изменения конфигурации материков на протяжении этого времени означают, что видовой обмен между C_4-флорами этих континентов не имел широкого распространения и в историческом их прошлом. Предварительные данные о различиях таксономического состава C_4-флор Старого и Нового Света (Smith, Turner, 1975; Sage et al., 1999b; Muhaidat et al., 2007) свидетельствуют

об актуальности более подробного сравнительного анализа. Для того чтобы поставленная задача имела выполнимый объем, сравнение ограничено травами из числа C_4-двудольных (1600 видов: Sage et al., 1999b). В отношении C_4-злаков и осок такие работы уже предпринимались (Smith, Brown, 1973; Brown, 1977; Hattersley, 1984; Sage et al., 1999b; Bredencamp et al., 2002, и др.). Статья преследует задачу инициировать интерес к подобным сравнительным исследованиям на материале других континентальных флор и таксономических групп.

Появление и эколого-географическое распространение на континентах

Временной параллелизм появления и экспансии C_4-трав на континентах Старого и Нового Света просматривается вполне отчетливо по всем материалам независимо от метода определения возраста C_4-трав (табл. 1). Для евразийского и примыкающего к нему африканского континентов, для которых источники экспансии могут быть общими и видовой обмен между которыми вполне реален (Бочанцев, 1969; Pyankov et al., 2001, 2002; Huang et al., 2007), появление первых C_4-видов датируется одинаково миоценом, а экспансия производных от них травяных биомов — плиоценом. На американском континенте датировка появления C_4-трав та же. В качестве эпохи их экспансии на Великих равнинах рассматриваются плиоцен

ТАБЛИЦА 1

Время появления C_4-трав и экспансии производных биомов

Континенты и территории	Метод определения	Время появления	Время экспансии	Источник информации
Евразия				
Передняя Азия	Зубные эмали*	Ранний миоцен	Поздний миоцен	Strömberg et al., 2007
Непал	Пыльцевой анализ	Средний миоцен	» »	Hoorn et al., 2000
Афганистан	Зубные эмали	Поздний миоцен	Плиоцен	Merceron et al., 2004
Пакистан	» »	» »	»	Cerling et al., 1997
Китай:				
Лессовое плато	Пыльцевой анализ	Плиоцен	»	Wang et al., 2006
Тибетское плато	Зубные эмали	»	»	Wang, Ding, 2005
Африка				
Уганда	Палеоботанические данные	Средний миоцен	Ранний миоцен	Coopens, Pickford, 2002
Кения	Зубные эмали	Поздний миоцен	Плиоцен	Cerling et al., 1998, 2005
Америка				
Великие равнины	Зубные эмали	Ранний миоцен	Поздний миоцен	MacFadden, 2005
» »	Пыльцевой анализ	Средний миоцен	Плейстоцен	Traverse, 2007
» »	Палеоботанические данные	Поздний миоцен	Плиоцен	Axelrod, 1975
Аргентина	Зубные эмали	Ранний миоцен	Поздний миоцен	MacFadden, 1997
»	» »	Поздний миоцен	Плиоцен	Cerling et al., 1998

Примечание. «*» — изотопный анализ зубных эмалей млекопитающих (Morgan et al., 1994).

и даже плейстоцен (Fox, Koch, 2004, изотопный анализ; Traverse, 2007, пыльцевой анализ). В целом группа C_4-трав для обоих континентов оценивается как более молодая, чем группа C_3-специализированных трав (Pearcy, Ehleringer, 1984; Bradenkamp et al., 2002; Strömberg et al., 2005, 2006, 2007). C_3-травы и производные от них биомы открытых равнин распространились в конце олигоцена—начале миоцена. C_4-травы — более молодое и продвинутое их поколение, вызванное к жизни аридизацией значительной части территорий низких и средних широт в позднем миоцене и плиоцене и критическим для фотосинтеза понижением уровня концентрации CO_2 в атмосфере (Ehleringer et al., 1997; Pagani et al., 1999; Ehleringer, Cerling, 2002; Ehleringer, 2005; Edwards, Still, 2008; Osborne, 2008). Появление и расселение C_4-трав едва ли было глобально синхронным, региональные климатические факторы несомненно участвовали в контроле этих процессов (Tipple, Pagani, 2007). В связи с продолжающейся аридизацией территорий планеты и прогрессирующими тенденциями падения концентрации CO_2 (за исключением искусственного парникового эффекта последнего столетия) ряд авторов полагает, что становление новых групп C_4-трав возможно и в настоящее время (Sage, 2004; Edwards, Still, 2008).

Закономерности географического распространения жизненной формы C_4-трав являются общими для континентов Старого и Нового Света (Sage et al., 1999a). C_4-травы, доминирующие в травяных биомах экваториальной зоны (100%-е участие), сохраняют сравнительно небольшую долю участия (20—30 %) в промежутке между 35-й и 45-й параллелями обоих полушарий и выше исчезают полностью (0 %, рис. 1). Отсутствуют они и в высокогорных флорах. Находки C_4-трав в этих условиях публикуются скорее как исключения, подтверждающие общую закономерность (Пьянков, 1993). Широтный и высотный градиент распространения C_4-трав вызвал острую дискуссию по вопросу об иерархии факторов их формирования и расселения (Epstain et al., 2002; Sage, 2004; Fox, Koch, 2004; Keely, Rundel, 2005; Tipple, Pagani, 2007; Osborne, 2008, и др.). В качестве первопричины появления жизненной формы C_4-растений обычно рассматривается общая тенденция снижения концентрации CO_2 в атмосфере Земли в неогене и связанное с ней прогрессирующее углекислотное голодание растений (Ehleringer et al., 1997; Ehleringer, Cerling, 2002; Tipple, Pagani, 2007). Но один глобальный фактор не может объяснить наблюдаемую широтную географию расселения C_4-трав (рис. 1). Несмотря на развитие общего дефицита CO_2, C_4-синдром возник и распространился только в жарких аридных условиях (Ehleringer et al., 1997; Ehleringer, 2005; Edwards, Still, 2008). Следовательно, глобальный фактор дополнен и усилен зональным: аридизацией климата в тропическом поясе (Гамалей, 2008; Edwards, Still, 2008). Постоянный дефицит воды в тропических аридных областях ассоциируется с закупоркой устьиц, подавлением ксилемного транспорта, транспирации, водо- и газообмена тканей листа. Коронарная анатомия листьев C_4-растений, обеспечивающая механизм предварительной фиксации и концентрирования углекислоты в тканях мезофилла, могла стать адаптивным ответом сразу и на аридизацию климата, и на падение концентрации CO_2 в атмосфере.

Обитающие на холодных равнинах и в горах специализированные C_3-травы, видимо, не так чувствительны к низкой концентрации CO_2 в атмосфере. Отсутствие дефицита воды позволяет их устьицам быть постоянно открытыми, обеспечивающими газообмен с атмосферой на достаточном для фотосинтеза уровне. Следовательно, экотопические различия групп C_3- и C_4-трав связаны с водо-, а не газообеспечением. Иллюзия детерминации расселения C_4-растений газообеспечением возникает по причине общего для поступления воды и газов механизма устьичной

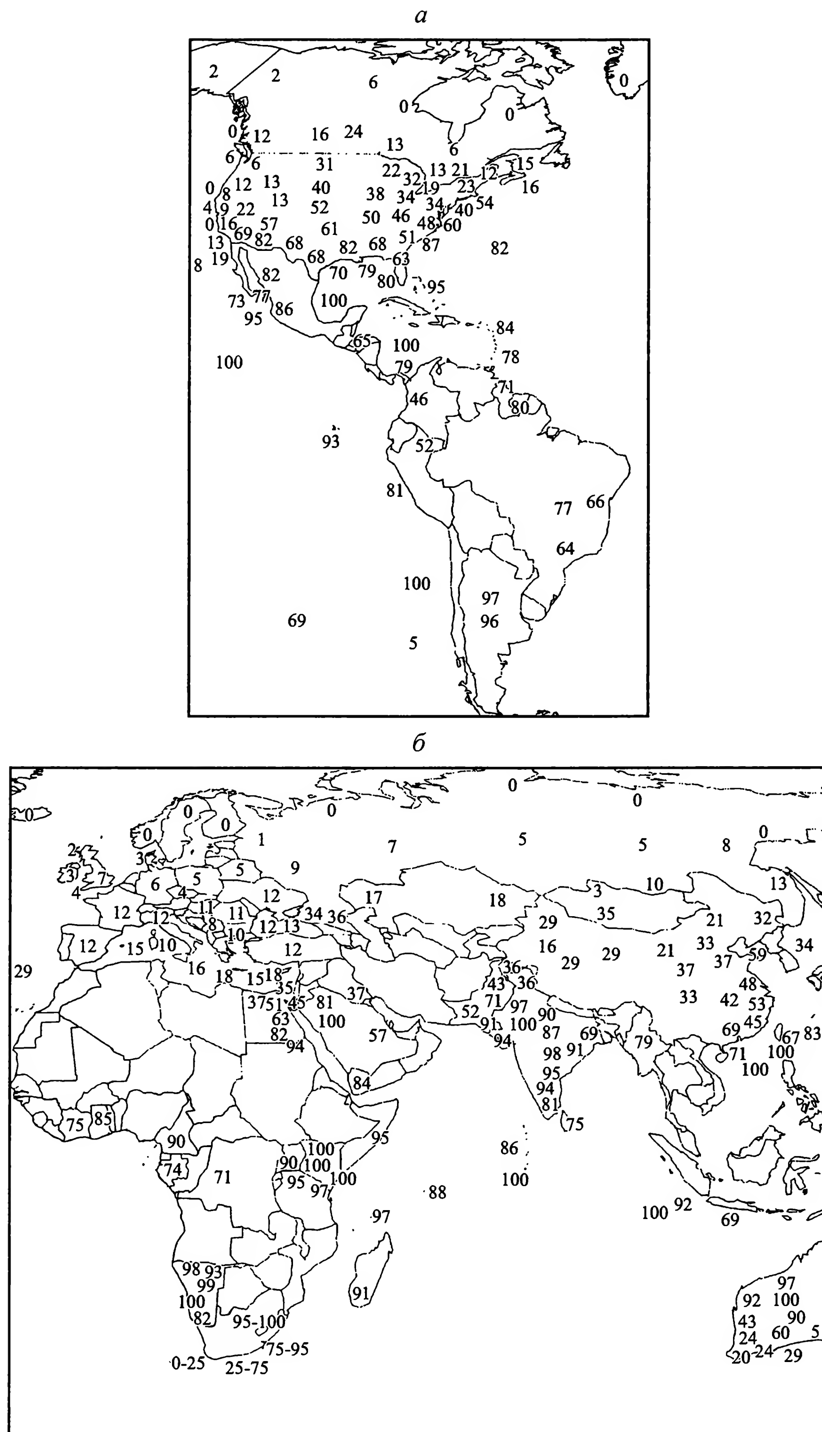


Рис. 1. Распределение C_4-трав на континентах Западного и Восточного полушарий.

а, *б* — % C_4-видов от общего их числа во флоре; *в* — сводная широтная калькуляция (по: Sage et al., 1999a). По оси ординат — частота, %; по оси абсцисс — широта, °.

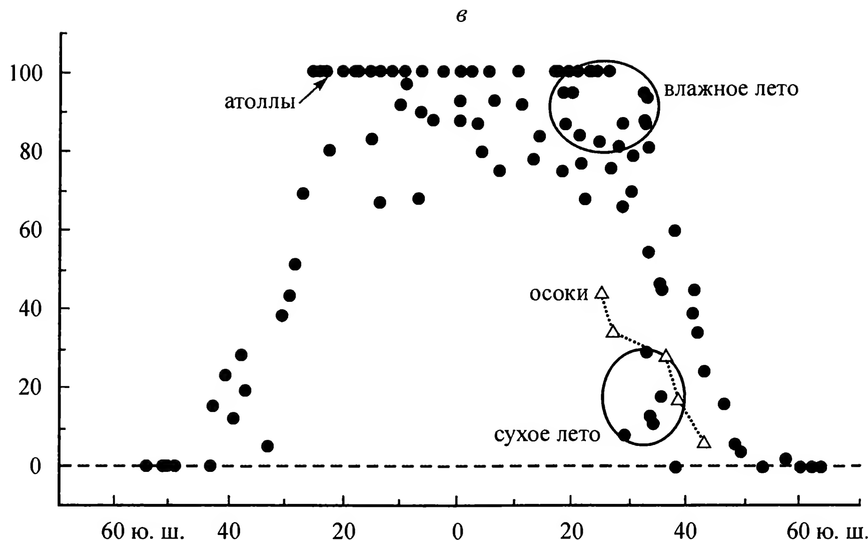


Рис. 1 (*продолжение*).

регуляции. CO_2-голодание в жарких аридных областях вторично относительно водного дефицита. Опосредованная через дефицит воды блокада устьичного газообмена многократно усиливает углекислотное голодание внутри тканей листа. Может быть и можно допустить, что первопричиной появления C_4-трав с их способностью к предварительной фиксации и концентрированию CO_2 было падение содержания CO_2 в атмосфере, но совокупный эффект аридизации среды и падения содержания CO_2 в атмосфере — значительно более сильный стимул для эволюции в этом направлении. К факторам контроля их дальнейшего эколого-географического распространения (рис. 1) концентрация CO_2 совсем не имела отношения. Этими факторами были тепло- и влагообеспечение, контролирующие водный обмен растений со средой и, как следствие общего механизма, газовый.

Глобальные и локальные процессы распределения радиации и осадков объясняют сходства и различия экспансии C_3 и C_4-травяных биомов на континентах в соответствующих широтах. Контролируемые уровнем тепло- и влагообеспечения градиенты экспансии C_3 и C_4-травяных биомов на евразийском и американском континентах обнаруживают общее сходство и различаются в деталях, объяснимых региональной климатической спецификой каждого из них (рис. 1).

Таксономический состав

Табл. 2 дает представление о различиях таксономического состава C_4-флор Старого и Нового Света. Травяным биомам континентов Западного и Восточного полушарий, по-видимому, легче было обмениваться C_3, чем C_4-видами. Преградой для обмена C_4-видами стали океанические пространства, разделяющие эти континенты в зоне их обитания. На евразийском и прилегающим к нему африканском континентах основу C_4-флоры составляют общие группы двудольных, главным образом представители подкласса *Caryophyllidae* из семейств *Chenopodiaceae* (550 видов), *Polygonaceae* (80), *Aizoaceae* (30). Основу американских C_4-двудольных составляют представители подкласса *Asteridae*: *Asteraceae* (150) (Sage et al., 1999b).

ТАБЛИЦА 2

Таксономический состав C_4-трав Старого и Нового Света, их структурно-биохимические типы

Континенты / Семейства	Евразия	Африка	Америка	Австралия
Chenopodiaceae	*Atriplex*: 1b *Kochia*: 2a *Bassia*: 2a *Salsola*: 3a, 3b *Halocharis*: 3b *Petrosimonia*: 3b *Climacoptera*: 3b *Anabasis*: 3a *Haloxylon*: 3a *Suaeda*: 4b	*Atriplex*: 1b *Kochia*: 2a *Bassia*: 2a *Salsola*: 3a, 3b *Suaeda*: 4b	*Atriplex*: 1b *Kochia*: 2a *Suaeda*: 4b	*Atriplex*: 1b *Kochia*: 2a *Salsola*: 3a *Suaeda*: 4b
Polygonaceae	*Calligonum*: 3b			
Nyctaginaceae			*Boerhavia*: 1b	
Aizoaceae	*Zaleya*: 1a	*Zaleya*: 1a *Trianthema*: 1a, 1b	*Cypselea*: 1a *Trianthema*: 1a	*Trianthema*: 1a
Molluginaceae		*Mollugo*: 1b		
Amaranthaceae		*Aerva*: 1a	*Gomphrena*: 1a *Tidestromia*: 1a *Amaranthus*: 1a,1b	
Capparidaceae			*Cleome*: 1b	
Euphorbiaceae			*Chamaesyce*: 1a	
Zygophyllaceae	*Tribulus*: 1a *Zygophyllum*: 3b	*Tribulus*: 1a *Zygophyllum*: 3b		
Caryophyllaceae				*Polycarpaea*: 1b
Acanthaceae		*Blepharis*: 1a		
Scrophulariaceae		*Anticharis*: 1a?		
Boraginaceae			*Heliotropium*: 1a	
Asteraceae			*Flaveria*: 1a *Pectis*: 1a *Neuractis*: 1a *Glossocardia*: 1a *Isostigma*: 1a—4a *Chrysanthellum*: 4a	
Portulacaceae			*Portulaca*: 1a	

Примечание. Типы структуры и метаболизма (Вознесенская, Гамалей, 1986): 1a — коронарный (атриплекоидный), NADP-ME; 1b — коронарный (атриплекоидный), NAD-ME; 2a — полукоронарный (кохиоидный), NADP-ME; 2b — полукоронарный (кохиоидный), NAD-ME; 3a — коронарно-центрич. (сальзолоидный), NADP-ME; 3b — коронарно-центрич. (сальзолоидный), NAD-ME; 4a — коронарно-сведоидный, NADP-ME; 4b — коронарно-сведоидный, NAD-ME. Источники: Smith, Turner, 1975; Turner, 1988; Гамалей, 1985; Вознесенская, Гамалей, 1986; Гамалей, Вознесенская, 1986; Fisher et al., 1997; Sage et al., 1999b; Kellogg, 1999; Pyankov et al., 2001, 2002; Sage, 2001, 2004; Peter, Katinas, 2003; McKown, Dengler, 2007; Muhaidat et al., 2007; Voznesenskaya et al., 1999, 2007.

Попытки найти C_4-виды среди евразийских представителей этого семейства пока успехом не увенчались, несмотря на их обилие на аридных территориях. Немногие C_4-травы из подкласса *Rosidae* (семейства *Capperidaceae, Euphorbiaceae, Zygophyllaceae*) представлены на этих континентах разными родами. Общие для обоих континентов рода с C_4-видами найдены только в сем. *Chenopodiaceae* (*Atriplex, Kochia, Suaeda*), их представители относятся к разным для континентов секциям родов (Бочанцев, 1969; Fisher et al., 1997; Pyankov et al., 2002).

Таксономические изыскания в совокупности свидетельствуют о том, что C_4-синдром на разных континентах имеет самостоятельные корни. Его независимое, но параллельное во времени (миоценовое) происхождение под влиянием одинаковых факторов среды (аридизация, снижение концентрации CO_2 в атмосфере, пожары, деятельность человека) не только внутри подклассов и семейств, но даже и внутри отдельных родов не вызывает сомнений у исследователей (Kellogg, 1999; Sage et al., 1999b; Sage, 2004; Tipple, Pagani, 2007). Материалами молекулярно-генетических исследований на видах рода *Flaveria* (Monson, 1996, 2003) подтверждена возможность многократного повторного происхождения C_4-синдрома даже в пределах одного рода, тем более семейства.

Различия таксономического состава C_4-флор Старого и Нового Света (табл. 2) отражены в специфике травяных биомов соответствующих континентов: евразийских и африканских степей и саванн, американских прерий и памп. Из числа C_4-видов доминантными травами степей и саванн являются злаки (Лавренко, 1951; Cerling et al., 1997). Для прерий и памп характерно сочетание злаков со сложноцветными, причем C_4-сложноцветные часто являются системообразующей группой американских травяных биомов (Smith, Turner, 1975; Cerling et al., 1998; Anderson, 2006). Некоторое сходство с ними по этому признаку имеют степные экосистемы Даурии, Монголии, Дальнего Востока (например, пижменные с *Filifolium sibiricum* степи), но наличие видов с ярко выраженным C_4-синдромом среди их представителей сем. *Asteraceae* пока не установлено. Возможно, обследовались горные, предгорные, да и в случае равнинных, довольно холодные степи, где C_4-видов по определению быть не должно (Sage et al., 1999a; Ehleringer, 2005; рис. 1).

Структурные и биохимические вариации C_4-синдрома

Типология двудольных C_4-трав включает в себя большой комплекс структурно-функциональных признаков (структура «короны», топография пластид в клетках мезофилла и обкладки, структурные особенности пластид и митохондрий, индексы гранальности пластид, индексы изотопной дискриминации, состав первичных продуктов фотосинтеза, ферментативные комплексы). В конечном счете на материале двудольных она была сведена к 8 ведущим структурно-биохимическим типам (табл. 2), которые легко диагностируются по комбинациям тестовых признаков: индексы гранальности хлоропластов, первичные продукты фотосинтеза, энзиматические комплексы, структура короны (Carolin et al., 1978; Вознесенская, Гамалей, 1986; Dengler, Nelson, 1999; Voznesenskaya et al., 1999, 2006, 2007).

Анализ табл. 2 показывает, что среди евразийских и африканских C_4-видов двудольных более распространен (по числу видов) NAD-ME (аспартатный) вариант C_4-синдрома. NADP-ME (малатный) вариант представлен значительно меньшим числом видов. Прежде всего потому, что таково их соотношение в сем. *Chenopodiaceae*, представители которого — ведущая группа C_4-флоры евразийского и африканского континентов (Вознесенская, Гамалей, 1986; Pyankov et al., 2001, 2002).

Две линии эволюции C_4-синдрома (NAD-ME и NADP-ME) имеют независимые корни в семействе (Гамалей и др., 1992; Pyankov et al., 2001, 2002). NAD-ME-линия — более древняя, связанная с периодом аридизации континентов в миоцене (Бочанцев, 1969; Akhani et al., 1997; Pyankov et al., 2001, 2002). В американской C_4-флоре NADP-ME-тип, наоборот, более представительный, если почти не единственный (Muhaidat et al., 2007). NAD-ME-тип найден только у нескольких видов родов *Amaranthus* и *Cleome* (табл. 2).

По признакам структуры короны евразийские C_4-виды разнообразны. Выделяемые в литературе 4 типа именуются по названиям родов сем. *Chenopodiaceae*, для которых они наиболее представительны: атриплекоидный, кохиоидный, сальзолоидный и сведоидный (варианты 1—4 на табл. 2; рис. 2). При классификации

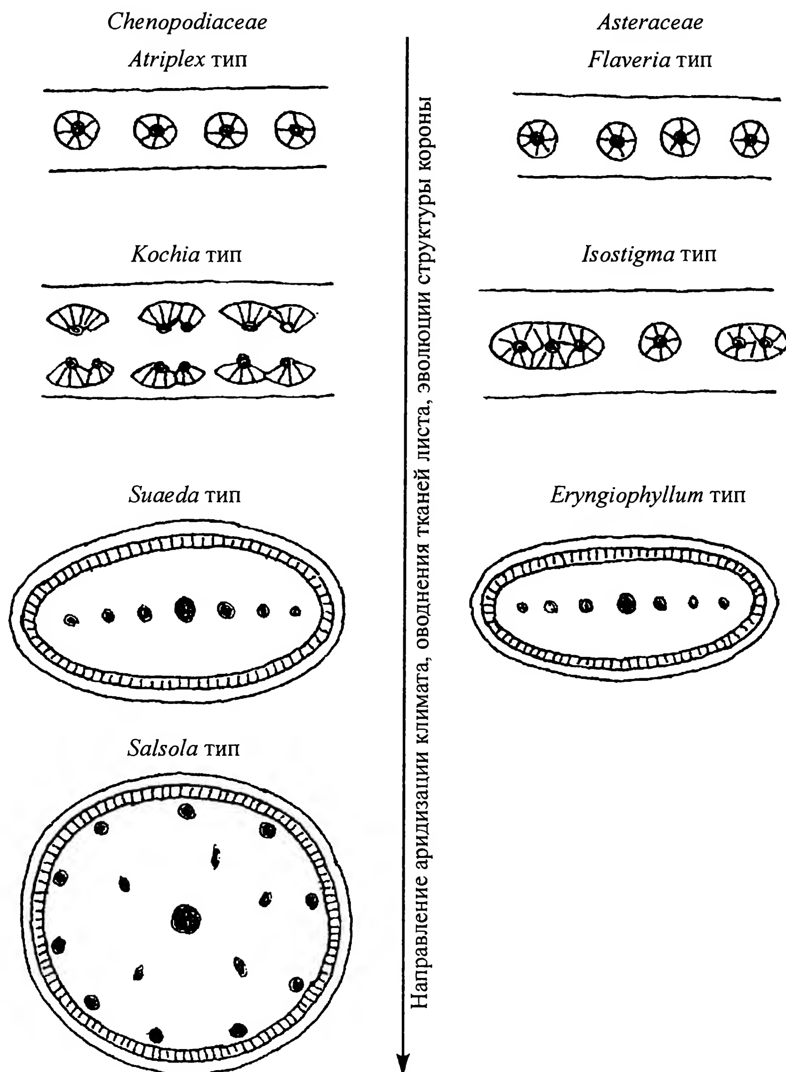
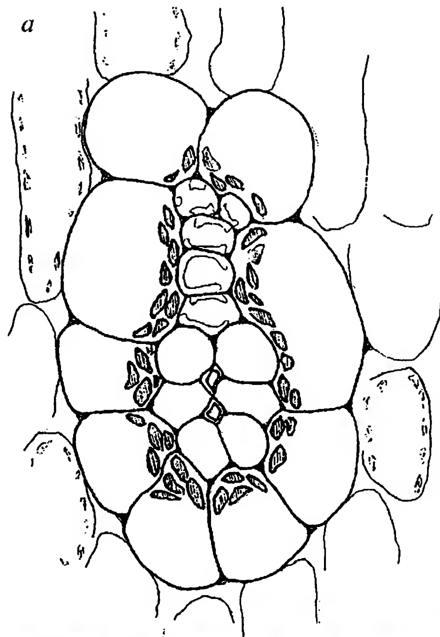


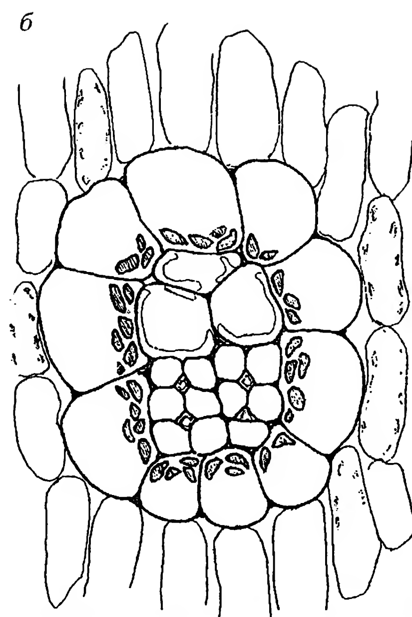
Рис. 2. Изменения структуры обкладки пучков в листьях C_4-трав вдоль градиента аридности.

Левый ряд — сем. *Chenopodiaceae* (евразийский и африканский континенты, типология обкладок по: Carolin et al., 1975); правый ряд — сем. *Asteraceae* (американский континент, типология по: Peter, Katinas, 2003).

C_4-двудольных из других семейств по структурным признакам обычно используется типология, принятая для представителей этого семейства. Для американской C_4-флоры в этом, казалось, нет необходимости. До недавнего времени считалось, что все ее представители имеют однотипную структуру короны: каждый проводящий пучок окружен индивидуальной обкладкой (аналог атриплекоидной короны маревых, тип 1а в табл. 2; рис. 2). Но затем и среди американских видов сем. *Asteraceae* был найден структурный вариант с общей для всего водоносного комплекса тканей обкладкой (12 видов *Chrysanthellum = Eryngiophyllum*: Sanches et al., 1987). Вариант аналогичен сведоидной короне у C_4-маревых (рис. 2). На нескольких видах рода *Isostigma* (*Asteraceae*) описан еще один структурный вариант короны (Peter, Katinas, 2003), промежуточный между атриплекоидным и сведоидным ее вариантами у маревых (рис. 2). В листьях этих видов хлоренхимная обкладка не является общей для всего водоносного комплекса тканей, но может объединять по нескольку проводящих пучков. Такие же ее структурные варианты, по-видимому, могут быть свойственны некоторым C_4-видам рода *Flaveria* (McKown, Dengler, 2007; рис. 3), у которых они сочетаются еще и со спутниками типа transfer cells в терминальной флоэме (Гамалей, 2008). У представителей евразийской C_4-флоры такое сочетание не отмечено ни в одном из изученных семейств двудольных. Заключение очевидно: для американской C_4-флоры на материале видов сем. *Asteraceae* описан не менее разнообразный ряд структурных вариантов короны, чем для евроазиатской и африканской C_4-флоры на материале видов сем. *Chenopodiaceae*. Общее направление эволюции короны в обоих семействах сходное: от индивидуальной для каждого пучка обкладки (типы *Atriplex* и *Flaveria*) через варианты групповой обкладки (для нескольких пучков, типы *Kochia* и *Isostigma*) к общей обкладке для всего комплекса проводящих и водоносных тканей листа (типы *Suaeda*, *Salsola*, *Eryngiophyllum*). Такая (а не обратная) последовательность эволюционного ряда аргументирована несколькими линиями доказательств (Carolin et al., 1975; Brown, 1977; Вознесенская, Гамалей, 1986; Soros, Dengler, 2001; Peter, Katinas, 2003). Одно из наиболее убедительных — сходство этих эволюционных процессов в разных семействах двудольных растений (рис. 2). Оно базируется на том, что на обоих континентах климат менялся от гумидного к аридному. Аридизация его отражена увеличением объема водозапасающей паренхимы в листьях, следствием чего стали реорганизация всех тканей листа и, в частности, изменения структуры пучковой обкладки от индивидуальной к общей для пучков и водоносных тканей (рис. 2).

Принципиальная разница, требующая объяснения, состоит в том, что у видов сем. *Asteraceae* все варианты этого структурного ряда ассоциируется главным образом с NADP-ME (малатным)-вариантом, а у видов сем. *Chenopodiaceae* — с NAD-ME (аспартатным). По-видимому, две группы признаков (фотосинтетический метаболизм и структура короны), хотя и используются в типологии как тесно взаимосвязанные, в действительности отражают самостоятельный адаптогенез в двух направлениях: энзиматический комплекс и способ фиксации CO_2 отражают адаптивные изменения фотосинтетического метаболизма, анатомия короны — характер и интенсивность развития водозапасания в листьях. Относительная независимость их эволюции подтверждается тем, что в ряде семейств есть роды, в которых эти признаки комбинируются различным образом (например, *Salsola* в *Chenopodiaceae*, *Trianthema* в *Aizoaceae*, *Amaranthus* в *Amaranthaceae*: табл. 2). По общему набору комбинаций структурных и метаболических признаков складывается впечатление, что семейством *Asteraceae* на следующем витке биохимической эволюции C_4-синдрома (NADP-ME) повторен эволюционный путь водозапасания, пройденный видами сем. *Chenopodiaceae* на NAD-ME-этапе эволюции. Вероятно,





в

Рис. 3. Комбинация признаков коронарной анатомии и закрытой терминальной флоэмы со спутниками типа transfer cells в листьях промежуточных C_3/C_4-трав из рода *Flaveria*, *Asteraceae*.

а — *Flaveria anomala*, *б* — *F. kochiana*, *в* — *F. brownii* (по материалам статей McKown, Dengler, 2007; Holaday et al., 1984).

сем. *Asteraceae*, демонстрирующее близкий эволюционный ряд структур и функций, выполняло в эволюции C_4-флоры и базирующихся на ней травяных биомов на американском континенте роль, сходную с той, которую выполнило сем. *Chenopodiaceae* на евразийском и африканском.

Возрастные различия

Судя по тому, что C_4-видов в сем. *Chenopodiaceae* 550 (40 % от общего числа) в 45 родах (43 %), в *Amaranthaceae* соответственно 200 (20 %) в 11 (14 %), а в *Asteraceae* их пока всего 150 (1 %) в 8 родах (0.5 %) (Sage et al., 1999b), C_4-линия эволюции сем. *Asteraceae* только начата или, по крайней мере, находится в процессе развития. Такие же или еще меньшие числа видов и родов, не превышающие 1 % от общего для семейства числа, характерны для C_4-групп в семействах *Boraginaceae, Capparidaceae, Euphorbiaceae*, чьи представители тоже встречаются только в C_4-флоре американского континента (табл. 2). Из 15 семейств двудольных, в которых найдены представители C_4-синдрома, доминирующие в американской C_4-флоре семейства *Asteraceae, Boraginaceae, Capparidaceae, Euphorbiaceae* относится к числу молодых и расширяющихся, а базовое для евразийской C_4-флоры сем. *Chenopodiaceae*, наоборот, к числу более древних и более или менее законсервированных (Sage et al., 1999b; Sage, 2001; Ehleringer, 2005). Как потенциальный источник новых C_4-видов особого внимания безусловно заслуживает сем. *Asteraceae*: наличие в нем молодых, быстро развивающихся филогенетических ветвей хорошо сочетается с литературными сведениями о большом резерве промежуточных C_3/C_4-видов, демонстрирующих разнообразие структурных вариантов и биохимической специфики (Monson, 1996, 2003; McKown et al., 2005; McKown, Dengler, 2007; Muhaidat et al., 2007). Это семейство играет важную роль в формировании травяных биомов (прерий и памп) американского континента (Strömberg, 2004, 2005; Anderson, 2006). Возраст этих экосистем оценивается как более молодой (2 млн лет) относительно травяных биомов евразийского континента (5—6 млн лет) (Cerling et al., 1998; Retallack, 2001, 2004; Bradencamp, 2002; Traverse, 2007).

Тема оживленной дискуссии в литературе — возраст NAD-ME и NADP-ME-вариантов C_4-синдрома, их эволюционные взаимоотношения. Судя по распространению этих вариантов по филам сем. *Chenopodiaceae* с более или менее точно установленным возрастом (Бочанцев, 1969), NAD-ME-биохимический вариант старше, чем NADP-ME (табл. 3). Его возраст оценивается по возрасту секции *Caroxylon* рода *Salsola*, к которой относится более 100 видов, представителей NAD-ME-биохимического варианта. Согласно этим материалам, появление NAD-ME-синдрома датируется началом или серединой миоцена (Sage, 2001, 2004). Возраст NADP-ME-синдрома обычно оценивается по возрасту секций *Coccosalsola* и *Salsola* рода *Salsola*, в которых все виды относятся к представителям этого синдрома (табл. 3). Временем появления NADP-ME-синдрома для евразийского и африканского континентов определен плиоцен, местом — район Красного моря, откуда виды могли быстро распространиться на территории обоих континентов: Евразии и Африки (Pyankov et al., 2002). Таким же временны́м интервалом датируется возник-

ТАБЛИЦА 3

Время и место формирования фотосинтетических синдромов на евразийском и американском континентах, их таксономическое распространение в семействах *Chenopodiaceae* и *Asteraceae*

Биохимические типы фотосинтеза	*Chenopodiaceae**		*Asteraceae***	
	время и место происхождения	род и секции (число изученных видов)	время и место происхождения	род и секции (число изученных видов)
C_3-синдром	Нижний мел; Гондвана (Австралия)	*Chenopodium* *Atriplex* (60) *Suaeda* (40)		*Flaveria* (20)
C_4, NAD-ME	Миоцен; Австралия, Азия Южная Африка	*Atriplex* (111) *Suaeda* (58) *Salsola*: *Caroxilon* (8) *Malpigipila* (3) *Cardiandra* (4) *Belanthera* (2) *Climacoptera* (33) *Halocharis* (13) *Halanthium* (3) *Petrosimonia* (2) *Gamanthus* (5)		
C_4, NADP-ME	Плиоцен; Передняя Азия, Красное море	*Kochia* (10) *Bassia* (5) *Salsola*: *Coccosalsola* (15) *Salsola* (10) *Horaninovia* (7) *Camphorosma* (10) *Londesia* (1)	Плиоцен; Южная Мексика	*Flaveria* (4) *Pectis* (100) *Neuractis* (1+) *Glossocardia* (12) *Isostigma* (13) *Eryngiophyllum*= *Chrysanthellum* (13)

Примечание. «*» — данные из работ: Бочанцев, 1969; Fisher et al., 1997; Sage et al., 1999b; Pyankov et al., 2001. «**» — данные из работ: Peter, Katinas, 2003; McKown et al., 2005; McKown, Dengler, 2007; Muhaidat et al., 2007.

новение видов NADP-ME-варианта синдрома на американском континенте, в качестве места предполагается Южная Мексика (данные для рода *Flaveria, Asteraceae:* McKown et al., 2005). По NAD-ME-синдрому для американского континента данных недостаточно по вполне объяснимым причинам. Редкие его представители на этом континенте относятся к родам *Amaranthus* (*Amaranthaceae*) и *Cleome* (*Capparidaceae*) (Dengler, Nelson, 1999). Их филогенетический возраст и родину еще предстоит выяснить.

Вопрос о причинах столь разной представленности NAD-ME и NADP-ME-вариантов в C_4-флорах Старого и Нового Света в литературе сводится к анализу истории аридизации континентов (Kellogg, 1999; Strömberg, 2005). Если принять предположение о молодости американской C_4-флоры относительно евразийской (Anderson, 2006; Traverse, 2007) и коронарного NADP-ME-синдрома относительно NAD-ME (Гамалей и др., 1992; Sage, 2001; Pyankov et al., 2001, 2002), обсуждение должно быть перенесено в плоскость климатических различий миоцена, плиоцена и плейстоцена на евразийском и американском континентах. Использование молекулярно-генетических подходов показало сравнительную легкость повторных вспышек C_4-синдрома на базе C_3 или C_3/C_4-предшественников в одних и тех же филогенетичесих линиях (Kellogg, 1999, 2001; Monson, 2003; McKown

et al., 2005; McKown, Dengler, 2007). Причиной многократных рецидивов C_4-синдрома на базе корневых таксонов могли быть повторяющиеся полосы аридизации климата в неогене. Они, несомненно, были разными по интенсивности и масштабу. Судя по приведенным данным, каждый новый рецидив вовсе не требует обязательной миграции C_4-видов из других ботанических регионов, областей или континентов, он может быть полностью обеспечен и представителями местной флоры.

Промежуточный этап становления C_4-синдрома или новый тип трав и травяных биомов?

На американском континенте найдены травы, сочетающие коронарную анатомию с признаками продвинутого варианта апопластной загрузки флоэмы с участием transfer cells (Гамалей, 2008; рис. 3). Возможны два направления интерпретации такой комбинации признаков.

Те виды рода *Flaveria* (*Asteraceae*), у которых найдено это сочетание, по совокупности структурных и биохимических признаков относятся к группе промежуточных C_3/C_4 или C_4-подобных видов (*F. anomala, F. brownii, F. kochiana*), которые имеют либо неполный набор признаков C_4-растений, либо эти признаки выражены не достаточно ясно (Holaday et al., 1984; Monson, 1996, 2003; Thole, Rawsthorne, 2003; McKown et al., 2005; McKown, Dengler, 2007). Поэтому, возможно, и сочетание с типичным для C_3-трав апопластным вариантом загрузки флоэмы, требующим определенной структуры терминальных пучков (рис. 3, *а, б*) и наличия спутников закрытого типа (transfer cells, рис. 3, *в*), может рассматриваться в контексте промежуточности видов между типичными C_3 и C_4-травами (Гамалей, 2008). Граница распространения C_3 и C_4-трав проходит по 40-м широтам: C_4-травы доминируют в травяных биомах низких широт (саванны, солончаки, жаркие пустыни), C_3 — в аналогичных биомах высоких широт (степи, прерии, луга) (Гамалей, 2008). Травы с промежуточным адаптивным типом следовало бы рассматривать как занимающие промежуточное положение, т. е. позиционирующимися в зоне 40-х широт (рис. 1). Реальные экосистемные позиции трав, относимых к группе промежуточных C_3/C_4-видов, соответствуют такому предположению. Большинство из видов этой группы, действительно, территориально связаны с пограничной полосой между травяными биомами высоких и низких широт.

Иная версия может быть построена на разнице в эволюционном возрасте C_3 и C_4-трав. Имеется много аргументов считать C_3-травы группой эволюционно более или менее завершенной (Гамалей, 2004, 2008), а C_4-травы рассматривать как группу, становление и расширение которой продолжается (Edwards, Ku, 1987; Sage, 2004, 2005; Ehleringer, 2005). В этом случае промежуточность или не явность признаков может трактоваться как показатель незавершенности формирования C_4-синдрома в конкретных филогенетических линиях трав (Ehleringer, Monson, 1993; Monson, 1996, 2003; Monson, Rawsthorne, 2000; Thole, Rawsthorne, 2003), в том числе и в тех, которые отмечены комбинацией этого еще не полностью состоявшегося синдрома с продвинутым типом апопластной загрузки флоэмы (Гамалей, 2004). Структурная эволюция в этих направлениях тоже достаточно самостоятельна (как и в случае с C_4-синдромом и суккулентностью листьев). Учитывая, что C_4-синдром стал ответом на аридизацию среды в неогене, а апопластный — на похолодание климата тогда же (Гамалей, 2004, 2008), такая комбинация может быть актуальной в условиях экстремальных по обеим группам факторов. В последнем случае группу

трав комбинированного C_3/C_4-адаптивного типа следовало бы рассматривать как самостоятельную ветвь эволюции, имеющую перспективы расширения в будущем растительном покрове планеты (Гамалей, 2008).

Первая гипотеза является экологической, базирующейся на промежуточности экотопов, объясняющей промежуточность структурно-функциональных признаков. Вторая — эволюционная, основанная на развитии филогенетического ряда C_3 и C_4-трав и положении C_3/C_4-видов в нем, промежуточном не по окончательному результату, а по текущему этапу адаптогенеза в конкретных филах. Очевидно, что обе гипотезы не противоречат друг другу, хотя и различаются. Особенно взглядом на будущее этой группы трав: согласно первой, все промежуточные C_3/C_4-виды имеют шанс со временем перейти в статус C_4-растений, по второй — они образуют вполне самостоятельный адаптивный тип трав, вследствие чего может быть увеличено разнообразие вариантов структурно-функциональной организации трав. Группа трав с комбинированным набором C_3/C_4-признаков займет «свое», т. е. свойственное только ей место и в эволюционном ряду, и на текущем срезе экологического разнообразия трав.

Анализ встречаемости видов, относимых к C_3/C_4-промежуточным травам, показывает, что на американском континенте они представлены бóльшим числом видов, чем на евразийском (Monson, 1996, 2003; McKown et al., 2005; McKown, Dengler, 2007, и др.). Причиной может быть либо иной возраст американских травяных биомов (скорее более молодой), либо разная в деталях динамика климатических факторов в неогене на этих континентах. Поскольку обе причины взаимосвязаны, имеет смысл рассматривать их вместе. Не обязательно глобальные, даже региональные различия временнóго графика аридизации или конфигурации аридных зон на континентах могли стать источником различий возраста и таксономического состава групп трав, относимых к разным вариантам C_3, C_3/C_4 и C_4-синдромов.

Результаты сравнения C_4-трав Старого и Нового Света

Сравнение списочного состава C_4-флор евразийского и американского континентов подтверждает их независимое происхождение под контролем изменений климата планеты (табл. 2). Климатический параллелизм эволюции C_3-трав сложнее доказуем в связи с меньшей разобщенностью территорий их обитания.

Список семейств в табл. 2 построен в хронологическом порядке от старых к более молодым (данные Paleobiology Database, http://flatpebble.nceas.ucsb.edu; Fossil Record 2, http://palaeo.gly.bris.ac.uk/frwhole/FR2.html). Судя по смещению американских родов к нижней части таблицы, C_4-флора Нового Света в целом моложе, чем C_4-флора Старого Света.

C_4-флора Нового Света специфичнее, чем C_4-флора Старого Света. Например, C_4-представители семейств *Asteraceae* и *Boraginaceae* пока не найдены на иных, кроме американского, континентах.

Большинство американских видов C_4-трав представлены вариантом 1а (атриплекоидный, NADP-ME: табл. 2), рассматриваемым как эволюционно продвинутый (Sage et al., 1999b; Peter, Katinas, 2003; Muhaidat et al., 2007). Среди представителей C_4-флор Старого Света этот тип редок.

Набор вариантов коронарной анатомии, описанный для евразийского континента на материале представителей *Chenopodiaceae*, существенно не отличается от установленного на материале представителей *Asteraceae* для американского. Их структурные ряды отражают увеличение объема водозапасания и реорганизацию

в связи с этим всех остальных тканей листа, в том числе и короны, в ответ на аридизацию климата. Жесткой связи между структурой короны и вариантами фотосинтетического метаболизма не отмечено, комбинирование признаков найдено на материале представителей C_4-флор обоих континентов.

Для американских C_3/C_4-видов показана возможность сочетания коронарной анатомии мезофилла с терминальной флоэмой закрытого типа. Такая комбинация признаков пока найдена только среди представителей сем. *Asteraceae*, чье доминирование является наиболее существенным отличительным признаком прерий и памп Нового Света (Bradencamp et al., 2002; Anderson, 2006; Strömberg et al., 2007). Травы этой группы возможно рассматривать как адаптивный тип, появившийся не ранее плейстоцена в полосе между зонами обитания типичных C_3 и C_4-трав (40-е широты). По числу входящих видов группа пока мала, но ее рост кажется вполне вероятным. Данные о сравнительной молодости американских прерий (относительно евразийских степей) и продолжающейся их экспансии (Traverse, 2007) соответствуют такому допущению.

Признаки молодости C_4-трав Нового Света хорошо согласованы между собой: продвинутый (атриплекоидный) тип кранц-анатомии и NADP-ME-тип C_4-метаболизма у большинства видов, большое разнообразие промежуточных C_3/C_4-вариантов. Виды эндемичны для американского континента (Smith, Turner, 1975; Turner, 1988) и относятся к продвинутому семейству двудольных. Наконец, они доминируют в травяных биомах, находящихся в фазе экспансии (Anderson, 2006; Traverse, 2007).

Не исключено, что подобные травы и травяные биомы в будущем могут независимо появиться и на других континентах. Перенос с американского маловероятен по причине большой удаленности континента от других на широтах распространения C_4 и C_3/C_4-флор. Набору промежуточных C_3/C_4-признаков могли бы отвечать представители некоторых степных биомов Восточной Сибири, например филифолиевых степей Даурии. Климатические характеристики этих районов не соответствуют ареалу настоящей C_4-флоры, они ближе к полосе обитания промежуточных C_3/C_4-видов (рис. 1).

Благодарности

Авторы пользуются случаем выразить благодарность коллегам, разделившим с ними радости и трудности экспедиционных работ в Средней Азии, Армении, Монголии, российским и западным исследователям, имевшим возможность сотрудничать по тематике экологии и эволюции C_4-растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочанцев В. П. Род *Salsola* L. (Состав, история развития и расселение). Л., 1969. 45 с.

Вознесенская Е. В., Гамалей Ю. В. Ультраструктурная характеристика листьев с коронарной анатомией // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 6. С. 1291—1307.

Гамалей Ю. В. Вариации кранц-анатомии у растений пустынь Гоби и Каракумы // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 10. С. 1302—1314.

Гамалей Ю. В. Транспортная система сосудистых растений. СПб., 2004. 422 с.

Гамалей Ю. В. Травы холодных и жарких равнин // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 8. С. 1161—1187.

Гамалей Ю. В., Вознесенская Е. В. Структурные и биохимические типы C_4-растений // Физиол. раст. 1986. Т. 33. № 4. С. 802—819.

Гамалей Ю. В., Глаголева Т. А., Чулановская М. В. и др. Экология и эволюция C_4-синдрома в семействах *Chenopodiaceae* и *Poaceae* // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 131—159.

Лавренко Е. М. Возраст ботанических областей внетропической Евразии // Избранные труды. 2000 (1951). СПб. С. 569—579.

Пьянков В. И. C_4-виды в высокогорных пустынях Восточного Памира // Экология. 1993. Т. 24. С. 156—160.

Akhani H., Trimborn P., Ziegler H. Photosynthetic pathways in *Chenopodiaceae* from Africa, Asia and Europe with their ecological, phytogeographical and taxonomical importance // Plant Syst. Evol. 1997. Vol. 206. P. 187—221.

Anderson R. C. Evolution and origin of the Central Grassland of North America: climate, fire, and mammalian grazers // The Journal of the Torrey Botanical Society. 2006. Vol. 133. P. 626—647.

Axelrod D. I. Evolution and biogeography of Madrian-Tethian sclerophyll vegetation // Ann. Missouri Bot. Garden. 1975. Vol. 62. P. 280—334.

Bredenkamp G. J., Spada F., Kazmierczak E. On the origin of northern and southern hemisphere grasslands // Plant Ecology. 2002. Vol. 163. N 2. P. 209—229.

Brown W. V. The Kranz syndrome and its subtypes in grass systematics // Mem. Torrey Bot. Club. 1977. Vol. 23. P. 1—97.

Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Vesk M. Leaf structure in *Chenopodiaceae* // Bot. Jahrb. System. Phlanzengesch. Phlanzengeogr. 1975. Vol. 95. P. 226—255.

Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Vesk M. Kranz cells and mesophyll in the *Chenopodiales* // Austral. J. Bot. 1978. Vol. 26. P. 683—698.

Cerling T. E., Harris J. M., MacFadden B. J. et al. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary // Nature. 1997. Vol. 389. N 6647. P. 153—158.

Cerling T. E., Ehleringer J. R., Harris J. M. Carbon dioxide starvation, the development of C_4 ecosystems, and mammalian evolution // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 1998. Vol. 353. N 1365. P. 159—171.

Cerling T. E., Harris J. M., Leakey M. G. Environmentally driven dietary adaptations in African mammals / J. R. Ehleringer, T. E. Cerling, M. D. Dearing (eds). A history of atmospheric CO_2 and its effects on plants, animals, and ecosystems. Ecological Studies. 2005. Vol. 177. New York, USA: Springer. P. 258—272.

Coppens Y., Pickford M. Early Miocene grassland ecosystem at Bukwa, Mount Elgon, Uganda // Comptes Rendus Palevol. 2002. Vol. 1. Issue 4. P. 213—219.

Dengler N. G., Nelson T. Leaf structure and development in C_4 plants // C_4 Plant Biology. Physiological Ecology Series / R. F. Sage, R. K. Monson (eds). San Diego, 1999. P. 133—172.

Edwards G. E., Ku M. S. B. Biochemistry of C_3—C_4 intermediates // The biochemistry of plants / P. K. Stumpf, E. E. Conn (eds). Vol. 10. Photosynthesis. London, 1987. P. 275—325.

Edwards E. J., Still Ch. J. Climate, phylogeny and the ecological distribution of C_4 grasses // Ecology Letters. 2008. Vol. 11. P. 266—276.

Ehleringer J. R. The influence of atmospheric CO_2, temperature, and water on the abundance of C_3/C_4 taxa / J. R. Ehleringer, T. E. Cerling, M. D. Dearing (eds). A history of atmospheric CO_2 and its effects on plants, animals, and ecosystems. Ecological Studies. 2005. Vol. 177. New York. P. 214—231.

Ehleringer J. R., Cerling T. E. C_3 and C_4 photosynthesis // Encyclopedia of Global Environmental Change / Ed. T. Munn. Chichester. 2002. Vol. 2. P. 186—190.

Ehleringer J. R., Monson R. K. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1993. Vol. 24. P. 411—439.

Ehleringer J. R., Cerling T. E., Dearing M. D. Atmospheric CO_2 as a global change driver influencing plant-animal interactions // Integrative and Comparative Biology. 2002. Vol. 42. N 3. P. 424—430.

Ehleringer J. R., Cerling T. E., Helliker B. R. C_4 photosynthesis, atmospheric CO_2, and climate // Oecologia. 1997. Vol. 112. N 3. P. 285—299.

Epstain H. E., Gill R. A., Paruelo J. M. et al. The relative abundance of three plant functional types in temperate grasslands and shrublands of North and South America: effects of projected climate change // J. Biogeogr. 2002. Vol. 29. P. 875—888.

Fisher D. D., Schenk H. J., Thorsch J. A., Ferren W. R. Leaf anatomy and subgeneric affiliations of C_3 and C_4 species of *Suaeda* (*Chenopodiaceae*) in North America // Amer. J. Bot. 1997. Vol. 84. N 9. P. 1198—1210.

Fox D. L., Koch P. L. Carbon and oxygen isotopic variability in Neogene paleosol carbonates: constraints on the evolution of the C_4 grasslands of the Great Plains, USA // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2004. Vol. 207. P. 305—329.

Hattersley P. W. Characterization of C_4 type leaf anatomy in grasses (*Poaceae*): mesophyll: bandle sheath area ratios // Ann. Bot. 1984. Vol. 53. P. 163—179.

Holaday A. S., Lee K. W., Chollet R. C_3—C_4 intermediate species in the genus Flaveria: leaf anatomy, ultrastructure and the effect of O_2 compensation concentration // Planta. 1984. Vol. 160. P. 25—32.

Hoorn C., Ohja T., Quade J. Palynological evidence for vegetation development and climatic change in the Sub-Himalayan Zone (Neogene, Central Nepal) // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2000. Vol. 163. Issues 3—4. P. 133—161.

Huang Y., Clemens S. C., Liu W. et al. Large-scale hydrological change drove the late Miocene C_4 plant expansion in the Himalayan foreland and Arabian Peninsula // Geology. 2007. Vol. 35. P. 531—534.

Keeley J. E., Rundel P. W. Fire and the Miocene expansion of C_4 grasslands // Ecology Letters. 2005. Vol. 8. P. 683—690.

Kellogg E. A. Phylogenetic aspects of the evolution of C_4 photosynthesis // C_4 Biology / R. F. Sage, R. K. Monson (eds). San Diego, 1999. P. 411—444.

Kellogg E. A. Evolutionary history of the grasses // Plant Physiology. 2001. Vol. 125. N 3. P. 1198—1205.

MacFadden B. J. Origin and evolution of the grazing guild in new world terrestrial mammals // Trends in Ecology & Evolution. 1997. Vol. 12. P. 182—187.

MacFadden B. J. Terrestrial mammalian herbivore response to declining levels of atmospheric CO_2 during the cenozoic: Evidence from North American fossil horses (family Equidae) / J. R. Ehleringer, T. E. Cerling, M. D. Dearing (eds). A history of atmospheric CO_2 and its effects on plants, animals, and ecosystems. Ecological Studies. 2005. Vol. 177. New York. P. 273—292.

McKown A. D., Dengler N. G. Key innovations in the evolution of Kranz anatomy and C_4 vein pattern in *Flaveria* (*Asteraceae*) // Amer. J. Bot. 2007. Vol. 94. N 3. P. 382—399.

McKown A. D., Moncalvo J. M., Dengler N. G. Phylogeny of *Flaveria* (*Asteraceae*) and inference of C_4 photosynthesis evolution // Amer. J. Bot. 2005. Vol. 92. N 1. P. 1911—1928.

Merceron G., Blondel C., Brunet M. et al. The Late Miocene paleoenvironment of Afghanistan as inferred from dental microwear in artiodactyls // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2004. Vol. 207. P. 143—163.

Monson R. K. The use of phylogenetic perspective in comparative plant physiology and developmental biology // Ann. Mol. Bot. Gard. 1996. Vol. 83. P. 3—16.

Monson R. K. Gene duplication, neofunctionalization, and the evolution of C_4 photosynthesis // Intern. J. Plant Sci. 2003. Vol. 164. P. 43—54.

Monson R. K., Rawsthorne S. CO_2 assimilation in C_3—C_4 intermediate plants // Photosynthesis: physiology and metabolism / R. C. Leegood, T. D. Sharkey, S. C. van Caemmerer (eds). Dordrecht, 2000. P. 533—550.

Morgan M. E., Kingston J. D., Marino B. D. Carbon isotopic evidence for the emergence of C_4 plants in the Neogene from Pakistan and Kenya // Nature. 1994. Vol. 367. P. 162—165.

Muhaidat R., Sage R. F., Dengler N. G. Diversity of Kranz anatomy and biochemistry in C_4 eudicots // Amer. J. Bot. 2007. Vol. 94. N 3. P. 362—381.

Osborne C. P. Atmosphere, ecology and evolution: what drove the Miocene expansion of C_4 grasslands? // J. Ecology. 2008. Vol. 96. P. 35—40.

Pagani M., Freeman K. H., Arthur M. A. Late Miocene atmospheric CO_2 concentratins and the expansion of C_4 grasses // Science. 1999. Vol. 285. P. 876—879.

Pearcy R. W., Ehleringer J. R. Comparative ecophysiology of C_3 and C_4 plants // Plant Cell Environ. 1984. Vol. 7. P. 1—13.

Peter G., Katinas L. A new type of Kranz anatomy in *Asteraceae* // Austral. J. Bot. 2003. Vol. 51. P. 217—226.

Pyankov V., Ziegler H., Kuz'min A., Edwards G. Origin and evolution of C_4 photosynthesis in the tribe *Salsoleae* (*Chenopodiaceae*) based on anatomical and biochemical types in leaves and cotyledons // Plant Syst. Evol. 2001. Vol. 230. P. 43—74.

Pyankov V., Black C., Stichler W., Ziegler H. Photosynthesis in *Salsola* species (*Chenopodiaceae*) from Southern Africa relative to their C_4 syndrome origin and their African-Asian arid zone migration pathways // Plant boil. 2002. Vol. 4. P. 62—69.

Retallack G. J. Cenozoic expansion of grasslands and climatic cooling // The Journal of Geology. 2001. Vol. 109. N 4. P. 407—426.

Retallack G. J. Late Oligocene bunch grassland and early Miocene sod grassland paleosols from central Oregon, USA // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2004. Vol. 207. P. 203—237.

Sage R. F. Environmental and evolutionary preconditions for the origin and diversification of the C_4 photosynthesis syndrome // Plant Biology. 2001. Vol. 3. P. 202—213.

Sage R. F. The evolution of C_4 photosynthesis // New Phytologist. 2004. Vol. 161. P. 341—370.

Sage R. F. Atmospheric CO_2, environmental stress, and the evolution of C_4 photosynthesis // A history of atmospheric CO_2 and its effects on plants, animals, and ecosystems. Ecological Studies / J. R. Ehleringer, T. E. Cerling, M. D. Dearing. (eds). New York, 2005. P. 185—213.

Sage R. F., Wedin D. A., Li M. The biogeography of C_4 photosynthesis: Patterns and controlling factors // C_4 Plant Biology / R. F. Sage, R. K. Monson (eds). San Diego, 1999a. P. 313—373.

Sage R. F., Li M., Monson R. K. The taxonomic distribution of C_4 photosynthesis // C_4 Plant Biology / R. F. Sage, R. K. Monson (eds). San Diego, 1999b. P. 551—584.

Sanches E., Arriaga M. O., Panarello H. O. El syndrome de Kranz en tellos de *Chrysantellum* (*Asteraceae*) // Boletin de la Sociedat Argentina de Botanica. 1987. Vol. 25. P. 123—129.

Smith B. N., Brown W. V. The Kranz syndrome in the *Gramineae* as indicated by carbon isotopic ratios // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 60. P. 505—513.

Smith B. N., Turner B. L. Distribution of Kranz syndrome among *Asteraceae* // Amer. J. Bot. 1975. Vol. 62. N 2. P. 541—545.

Soros C. L., Dengler N. G. Ontogenetic derivation and cell differentiation in photosynthetic tissues of C_3 and C_4 *Cyperaceae* // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. N 6. P. 992—1005.

Strömberg C. A. E. Using phytolith assemblages to reconstruct the origin and spread of grass-dominated habitats in the great plains of North America during the late Eocene to early Miocene // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2004. Vol. 207. P. 239—275.

Strömberg C. A. E. Decoupled taxonomic radiation and ecological expansion of open-habitat grasses in the Cenozoic of North America // PNAS. 2005. Vol. 102. N 34. P. 11 980—11 984.

Strömberg C. A. E. Evolution of hypsodonty in equids: testing a hypothesis of adaptation // Paleobiology. 2006. Vol. 32. P. 236—258.

Strömberg C. A. E., Werdelin L., Friis E. M., Saraç G. The spread of grass-dominated habitats in Turkey and surrounding areas during the Cenozoic: Phytolith evidence // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2007. Vol. 250. P. 18—49.

Thole V., Rawsthorne S. Efficient regeneration systems for two closely related *Moricandia* species possessing a C_3 or C_3—C_4 intermediate photosynthetic character // Plant Cell Rep. 2003. Vol. 21. P. 707—712.

Tipple B. J., Pagani M. The early origins of terrestrial C_4 photosynthesis // Ann. Rew. Earth Planet. Sci. 2007. Vol. 35. P. 435—461.

Traverse A. Paleopalynology, second edition. Dordrecht, 2007. 813 p.

Turner B. L. Taxonomic study of *Chrysanthellum* (*Asteraceae, Coreopsidaea*) // Phytologia. 1988. Vol. 64. P. 410—444.

Voznesenskaya E. V., Franceschi V. R., Pyankov V. I., Edwards G. E. Anatomy, chloroplast structure and compartmentation of enzymes relative to photosynthetic mechanisms in leaves and cotyledons of species in the tribe *Salsoleae* (*Chenopodiaceae*) // J. Exper. Bot. 1999. Vol. 50. P. 1779—1795.

Voznesenskaya E. V., Franceschi V. R., Chuong S. D. X., Edwards G. E. Functional characterization of phosphoenolpyruvate carboxikinase type C_4 leaf anatomy: Immuno, cytochemical and ultrastructural analyses // Ann. Bot. 2006. Vol. 98. P. 77—91.

Voznesenskaya E. V., Chuong S. D. X., Koteyeva N. K. et al. Structural, biochemical, and physiological characterization of C_4 photosynthesis in species having two vastly different types of Kranz anatomy in genus *Suaeda* (*Chenopodiaceae*) // Plant Biology. 2007. Vol. 9. P. 745—757.

Wang Y., Ding T. A 25 m. y. isotopic record of paleodiet and environmental change from fossil mammals and paleosols from the NE margin of the Tibetan Plateau // Earth and Planetary Science Letters. 2005. Vol. 236. P. 322—338.

Wang L., Lü H. Y., Wu N. Q. et al. Palynological evidence for Late Miocene—Pliocene vegetation evolution recorded in the red clay sequence of the central Chinese Loess Plateau and implication for palaeoenvironmental change // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2006. Vol. 241. P. 118—128.

SUMMARY

Comparative analysis of the origin, distribution and diversity of the structural and biochemical variants of C_4 syndrome on the continents of the Old and New World is made. The similarity of evolutionary series is shown in taxonomical groups of the *Chenopodiaceae* and *Asteraceae* families basoc for C_4 floras of Eurasia and America. The mechanisms of the C_4 herbs arising induced by climate aridisation in the Miocene, and the mechanisms of establishment and expansion of their herbaceous biomes on both continents are discussed. It is concluded that the roots of C_4 floras of the Old and New World are different but the direction of their evolution is common, and its results are similar in many respects. The mechanism to control temporal parallelism and similarities in evolutionary steps is suggested, namely global changes in the planet climate. The total effect of continent aridisation and increasing CO_2 deficit in the atmosphere is discussed in particular. The aged and structural and functional differences of C_4 herbs, the specificities of biomes formed by them, and their relation to dynamics of climate changes in each of the continents are analyzed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582 : 57.06(571.56)

© В. А. Габышев, П. А. Ремигайло

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ФИТОПЛАНКТОНА РЕКИ АЛДАН (ЯКУТИЯ)

V. A. GABYSHEV, P. A. REMIGAILO. TAXONOMIC COMPOSITION OF PHYTOPLANKTON OF THE ALDAN RIVER (YAKUTIA)

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
677980 Якутск, пр. Ленина, 41
Факс (411-2)33-58-12
E-mail: ibpc@ysn.ru
Поступила 21.12.2007
Окончательный вариант получен 08.06.2009

Впервые приводится список водорослей планктона р. Алдан в ее верхнем, среднем и нижнем течении. По данным авторов и литературным источникам, в планктоне реки выявлено 166 видов водорослей. Таксономический состав фитопланктона р. Алдан является характерным для северных ненарушенных проточных водоемов.
Ключевые слова: фитопланктон, таксономический состав, р. Алдан.

Р. Алдан — самый крупный приток р. Лены, по длине и площади водосбора входит в число 15 крупнейших рек Азиатского субконтинента. Длина реки 2273 км, площадь бассейна 729 тыс. км^2, средний годовой расход воды в устье 5060 м^3/с (Водные.., 1995). В альгологическом отношении р. Алдан изучена недостаточно. Имеются сведения о таксономическом составе фитопланктона, преимущественно среднего течения реки, в районе устья р. Маи (851 км от устья р. Алдан), полученные в результате обработки 37 проб, собранных в августе—сентябре 1950 г. (Комаренко, 1956).

Для обеспечения энергетических потребностей развивающейся в регионе добывающей горно-рудной промышленности на р. Алдан и ее притоках планируется создание каскада ГЭС. В связи с этим цель работы — изучение таксономического состава фитопланктона р. Алдан до зарегулирования ее стока.

Материал и методика

Материалом для статьи послужили сборы, выполненные в июле—августе 2000 г. в верхнем течении Алдана (от устья р. Унгра до с. Хатыстыр, 1984—1729 км от устья р. Алдан). Данные о фитопланктоне среднего течения Алдана приведены по публикации Л. Е. Комаренко (1956). Использованы фондовые, ранее не опубликованные материалы Института биологических проблем криолитозоны (ИБПК) СО РАН, собранные П. А. Ремигайло и И. И. Васильевой на 500-километровом участке нижнего течения р. Алдан от устья до с. Джебарики-Хая (июль 1987 г.). Обработка материала проведена в лаборатории растительных ресурсов ИБПК. Пробы

фитопланктона отбирали с помощью планктонной сети Апштейна (газ № 75) и концентрированием на мембранных фильтрах (с диаметром пор 2.5 мкм) в литорали и пелагиали водоемов с поверхностного горизонта воды (0—0.3 м). Всего собрано и обработано 200 планктонных проб. Микроскопирование препаратов проводили с применением микроскопов «Laboval» и «Olympus BH-2» по общепринятым методикам. Список водорослей в основном составлен по системе, опубликованной С. П. Вассером с соавт. (Водоросли.., 1989). Отдел *Xanthophyta* — по системе, использованной И. И. Васильевой (1987), *Bacillariophyta* — по системе, предложенной З. И. Глезер с соавт. (Диатомовые.., 1988), *Chrysophyta* — по K. Starmach (1985). Нами также учтены имеющиеся литературные данные.

Результаты и обсуждение

В планктоне р. Алдан выявлено 166 видов водорослей (199 таксонов рангом ниже рода, включая номенклатурный тип вида) из 7 отделов, 10 классов, 18 порядков, 43 семейств, 67 родов (см. таблицу). Наиболее богат по числу видов отдел диатомовых, за которым следуют зеленые и синезеленые; представители желтозеленых, золотистых, динофитовых и красных играют меньшую роль (см. таблицу). Такое соотношение различных филумов характерно для планктона голарктических рек, текущих с юга на север (Комаренко, 1968; Чайковская, 1975; Гецен, 1985; Васильева, 1989). На уровне классов по видовому богатству выделяется *Pennatophyceae* (64.7 % видового состава), *Conjugatophyceae* (11.4 %), *Chlorophyceae* (10.8 %) и *Hormogoniophyceae* (6.6 %); на уровне порядков — *Raphales* (51.5 %), *Araphales* (13.2 %), *Chlorococcales* и *Desmidiales* (по 7.8 %). К наиболее крупным по числу видов семействам относятся *Naviculaceae* (15.0 % от общего числа видов), *Cymbellaceae* (10.8 %), *Fragilariaceae* (8.4 %), *Achnanthaceae* (7.2 %), *Gomphonemataceae*, *Nitzschiaceae*, *Desmidiaceae* (по 4.8 %), *Oscillatoriaceae*, *Eunotiaceae* (по 3.6 %), *Diatomaceae*, *Closteriaceae* (по 3.0 %). Состав семейств и их роль в фитопланктоне р. Алдан соответствуют таксономическому спектру водорослей планктона проточных водоемов высоких широт и отражают, по мнению ряда авторов (Кожова, Кобанова, 1973; Ермолаев, 1981; Харитонов, 1981; Воробьева, 1995), голарктические черты флор северного полушария. 11 перечисленных выше семейств включают в себя 115 видов (68.9 % видового состава), доля 25 одно- и двувидовых семейств составляет 19.7 % от общего числа видов. К ведущим родам фитопланктона относятся *Cymbella* (17 видов), *Navicula* (13), *Achnanthes* (9), *Gomphonema*, *Nitzschia* (по

Систематический состав фитопланктона р. Алдан

Отдел	Число						Доля от общего числа видов, %
	классов	порядков	семейств	родов	видов	видов и разновидностей	
Cyanophyta	2	3	7	9	14	14	8.4
Dinophyta	1	1	1	2	2	3	1.2
Chrysophyta	1	1	1	1	2	2	1.2
Xanthophyta	1	1	1	1	3	3	1.8
Bacillariophyta	2	4	15	32	109	139	65.7
Rhodophyta	1	1	1	2	2	2	1.2
Chlorophyta	2	7	17	20	34	36	20.5
Всего	10	18	43	67	166	199	100.0

7), *Cosmarium*, *Fragilaria*, *Eunotia* (по 6), *Synedra*, *Closterium* (по 5). Одно- и двувидовые роды составляют 72.1 % от общего числа родов и включают 37.1 % видового состава. Преобладание маловидовых родов и семейств характерно для таксономического спектра северных флор. Пропорции флоры 1 : 1.6 : 3.9 : 4.6 (относительное число семейств, принятое за 1 : среднее число родов в семействе : среднее число видов в семействе : среднее число внутривидовых таксонов (включая номенклатурный тип вида) в семействе). Родовая насыщенность 2.5. Вариабельность вида 1.2.

Состав ведущих классов и порядков фитопланктона одинаков на протяжении всей реки. В число наиболее крупных по видовому богатству семейств на верхнем участке входят *Desmidiaceae*, *Selenastraceae*, *Nitzschiaceae*, *Oscillatoriaceae*.

Видовой состав водорослей планктона р. Алдан на разных участках не однороден. В пределах верхнего течения реки обнаружено 80 видов (87 таксонов рангом ниже рода), в среднем течении — 79 (99), в нижнем — 87 (104). Коэффициент сходства Серенсена (Sörensen, 1948) видового состава фитопланктона реки наибольший для участков среднего и нижнего течения — 0.68. Сходство состава планктонных водорослей нижнего и верхнего Алдана (0.17), среднего и верхнего (0.20) — низкое. Это обусловлено гидрологическими особенностями реки: в верхнем течении Алдан — типично горная река, со множеством порогов и перекатов и скоростью течения более 5 м/с. Среднее и нижнее течение реки имеет равнинный характер, скорость течения уменьшается, река сильно меандрирует, появляются заводи и протоки — увеличивается разнообразие биотопов. Гидрологическими условиями определяются такие различия в родовом составе фитопланктона верхнего Алдана и среднего и нижнего течения реки. На верхнем, горном участке реки видовое разнообразие типичных обрастателей из родов *Cymbella*, *Nitzschia*, *Gomphonema* выше, чем на участках с более спокойным течением. Увеличение числа видов обрастателей в планктоне реки вызвано взмучиванием донных осадков бурным течением.

11 видов водорослей встречаются в планктоне р. Алдан на всем ее протяжении. Это диатомовые из родов *Fragilaria*, *Synedra*, *Tabellaria*, *Navicula*, *Cocconeis*, *Eunotia*, *Gomphonema*, *Epithemia* (см. таблицу).

Таким образом, таксономический спектр фитопланктона р. Алдан характерен для лотических планктонных группировок водорослей, где в связи с большой турбулентностью высока роль бентосных форм, главным образом представителей отдела *Bacillariophyta*. По составу ведущих родов и семейств фитопланктон р. Алдан имеет типичные черты ненарушенных северных проточных водоемов. По видовому составу фитопланктона Алдан четко разделяется на верхний участок, где река имеет горный характер, и участок среднего и нижнего течения — равнинного типа.

СПИСОК ВИДОВ ФИТОПЛАНКТОНА р. АЛДАН[1]

CYANOPHYTA

Класс *CHROOCOCCOPHYCEAE*

Порядок *CHROOCOCCALES*

Сем. *Synechococcaceae*: *Dactylococcopsis acicularis* Lemm., H; сем. *Gloeocapsaceae*: *Gloeocapsa alpina* Näg. emend. Brand, H; *G. haematodes* Kütz., B; *G. magma* (Bréb.) Kütz. emend. Hollerb., H.

Класс *HORMOGONIOPHYCEAE*

[1] Участок р. Алдан и годы сбора: В — верхнее течение, 2000 г.; С — среднее течение, 1950 г.; Н — нижнее течение, 1987 г.

Порядок *OSCILLATORIALES*

Сем. *Oscillatoriaceae*: *Oscillatoria irrigua* (Kütz.) Gom., H; *O. planctonica* Wołosz., B; *O. subtilissima* Kütz., B; *Spirulina spirulinoides* (Ghose) Geitl., B; *Phormidium corium* (Ag.) Gom., H; *Phormidium* sp., C.

Порядок *NOSTOCALES*

Сем. *Nostocaceae*: *Nostoc microscopicum* Carm., C, H; сем. *Anabaenaceae*: *Anabaena aequalis* Borge, B; *A. augstumalis* Schmidle, H; сем. *Aphanizomenonaceae*: *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, H; сем. *Rivulariaceae*: *Calothrix braunii* Born. et Flah., C, H.

DINOPHYTA

Класс *DINOPHYCEAE*

Порядок *PERIDINIALES*

Сем. *Peridiniaceae*: *Peridinium cinctum* (O. F. Müll.) Ehr., H; *Ceratium hirundinella* (O. F. Müll.) Schrank var. *hirundinella*, C; *C. hirundinella* var. *robustum* (Amb.) Bachm., C, H.

CHRYSOPHYTA

Класс *CHRYSOPHYCEAE*

Порядок *OCHROMONADALES*

Сем. *Dinobryonaceae*: *Dinobryon cylindricum* Imh., B; *D. divergens* Imh., B.

XANTHOPHYTA

Класс *XANTHOTRICHOPYCEAE*

Порядок *TRIBONEMATALES*

Сем. *Tribonemataceae*: *Tribonema aequale* Pasch., C; *T. elegans* Pasch., B; *T. vulgare* Pasch., C, H.

BACILLARIOPHYTA

Класс *CENTROPHYCEAE*

Порядок *THALASSIOSIRALES*

Сем. *Stephanodiscaceae*: *Stephanodiscus* sp., H.

Порядок *MELOSIRALES*

Сем. *Melosiraceae*: *Melosira varians* Ag., B; сем. *Aulacosiraceae*: *Aulacosira italica* (Kütz.) Simonsen var. *valida* (Grun.) Simonsen, H.

Класс *PENNATOPHYCEAE*

Порядок *ARAPHALES*

Сем. *Fragilariaceae*: *Fragilaria atomus* Hust., B; *F. capucina* Desm., C; *F. construens* (Ehr.) Grun., C, H; *F. intermedia* Grun., B; *F. pinnata* Ehr., C, H; *F. virescens* Ralfs var. *virescens*, B, C, H; *F. virescens* var. *inaequidentata* Lagerst., H; *Synedra acus* Kütz. var. *acus*, C, H; *S. acus* var. *angustissima* Grun., C, H; *S. goulardii* (Bréb.) Grun. var. *goulardii*, C, H; *S. goulardii* var. *telezkoensis* Poretzky, C, H; *S. minuscula* Grun., B, C, H; *S. tabulata* (Ag.) Kütz. var. *tabulata*, B, C; *S. tabulata* var. *acuminata* Grun., H; *S. ulna* (Nitzsch.) Ehr. var. *ulna*, B, C, H; *S. ulna* var. *amphyrhynchus* (Ehr.) Grun., B, C, H; *S. ulna* var. *danica* (Kütz.) Grun., C, H; *S. ulna* var. *oxyrhynchus* (Kütz.) V. H., B; *S. ulna* var. *oxyrhynchus* (Kütz.) V. H. *f. mediocontracta* Forti, C, H; *Asterionella formosa* Hass., C, H; *A. gracillima* (*Hantzsch*) Heib., H; *Hannaea arcus* (Ehr.) Patr. var. *arcus*, C, H; *H. arcus* var. *linearis* (Holmboe) Patr., C, H; сем. *Diatomaceae*: *Diatoma anceps* (Ehr.) Kirchn.,

B; *D. elongatum* (Lyngb.) Ag. var. *tenuis* (Ag.) V. H., B, C; *D. hiemale* (Lyngb.) Heib. var. *hiemale*, B; *D. hiemale* var. *mesodon* (Ehr.) Grun., C; *D. vulgare* Bory, H; *Meridion circulare* Ag., B, H; сем. *Tabellariaceae*: *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz. var. *fenestrata*, C, H; *T. fenestrata* var. *intermedia* Grun., B, H; *T. flocculosa* (Roth) Kütz., B, C, H; *Tetracyclus rupestris* (A. Br.) Grun., H.

Порядок *RAPHALES*

Сем. *Naviculaceae*: *Navicula cryptocephala* Kütz. var. *cryptocephala*, B, C, H; *N. cryptocephala* var. *intermedia* Grun., B; *N. cryptocephala* var. *veneta* (Kütz.) Grun., H; *N. cuspidata* Kütz., C; *N. dicephala* (Ehr.) W. Sm., B; *N. exigua* (Greg.) O. Müll., B; *N. incerta* Grun., C, H; *N. longirostris* Hust., B; *N. placentula* (Ehr.) Grun. *f. minuta* Boye P., H; *N. placentula f. rostrata* A. Mayer, C; *N. pupula* Kütz. var. *capitata* Hust., C; *N. pusio* Cl., B; *N. radiosa* Kütz., B, C, H; *N. reinhardtii* (Grun.) Cl., C, H; *N. rotaenia* (Rabenh.) Grun., B; *N. tuscula* (Ehr.) Grun., C; *Stauroneis anceps* Ehr., C; *S. phoenicenteron* Ehr., C, H; *Gyrosigma acuminatum* (Kütz.) Rabenh. var. *acuminatum*, C; *G. acuminatum* var. *gallicum* Grun., H; *Pinnularia episcopalis* Cl., C, H; *P. gibba* Ehr., C, H; *Diploneis ovalis* (Hilse) Cl., C, H; *Neidium affine* (Ehr.) Cl. var. *amphirhynchus* (Ehr.) Cl., C; *N. bisulcatum* (Lagerst.) Cl., C, H; *N. iridis* (Ehr.) Cl. var. *amphigomphus* (Ehr.) V. H., C, H; *N. productum* (W. Sm.) Cl., C, H; сем. *Achnanthaceae*: *Cocconeis pediculus* Ehr., B; *C. placentula* Ehr. var. *placentula*, B, C, H; *C. placentula* var. *euglypta* (Ehr.) Cl., C, H; *C. placentula* var. *intermedia* (Herib. et Perag.) Cl., C; *C. placentula* var. *rouxii* (Brun et Herib.) Cl., C, H; *Achnanthes affinis* Grun., C, H; *A. borealis* A. Cl., H; *A. exigua* Grun., B; *A. hungarica* Grun., C; *A. kryophila* Boye P., C, H; *A. lanceolata* (Bréb.) Grun. var. *lanceolata*, H; *A. lanceolata* var. *rostrata* (Østr.) Hust., C; *A. linearis* (W. Sm.) Grun., C, H; *A. minutissima* Kütz. var. *minutissima*, H; *A. minutissima* var. *cryptocephala* Grun., B; *Rhoicosphenia curvata* (Kütz.) Grun., C, H; сем. *Eunotiaceae*: *Eunotia arcus* Ehr., B; *E. exigua* (Bréb.) Rabenh., C, H; *E. fallax* A. Cl. var. *gracillima* Krasske, C, H; *E. lunaris* (Ehr.) Grun., B, C, H; *E. pectinalis* (Dillw.? Kütz.) Rabenh. var. *minor* (Kütz.) Rabenh. *f. impressa* (Ehr.) Hust., C, H; *E. praerupta* Ehr. var. *praerupta*, C, H; *E. praerupta* var. *bidens* (W. Sm.) Grun., C; сем. *Cymbellaceae*: *Cymbella affinis* Kütz., H; *C. amphicephala* Näg., B; *C. amphyoxys* (Kütz.) Grun., B; *C. australica* A. S., B; *C. cistula* (Hemp.) Grun. var. *cistula*, C, H; *C. cistula* var. *arctica* Lagerst., H; *C. gracilis* (Rabenh.) Cl., C, H; *C. lanceolata* (Ehr.) V. H., B; *C. microcephala* Grun., B; *C. minuta* Hilse ex Rabh. var. *silesiaca* (Bleisch ex Rabh.) Reim., B; *C. naviculiformis* Auersw., B; *C. pusilla* Grun., B; *C. sinuata* Greg., B; *C. stuxbergii* Cl. var. *sibirica* Wisl., C; *C. stuxbergii* var. *intermedia* Wisl., C; *C. tumida* (Bréb.) V. H., B, H; *C. tumidula* Grun., C, H; *C. turgida* (Greg.) Cl., C, H; *C. ventricosa* Kütz. var. *ventricosa*, B, C, H; *C. ventricosa* var. *hankensis* Skv., C, H; *Amphora ovalis* Kütz., C, H; сем. *Gomphonemataceae*: *Gomphonema acuminatum* Ehr. var. *acuminatum*, C; *G. acuminatum* var. *brebissonii* (Kütz.) Cl., C; *G. acuminatum* var. *trigonocephalum* (Ehr.) Grun., C; *G. constrictum* Ehr. var. *constrictum*, B, C, H; *G. constrictum* var. *capitatum* (Ehr.) Cl., H; *G. intricatum* Kütz. var. *pumilum* Grun., B; *G. longiceps* Ehr. var. *montanum* (Schum.) Cl., B; *G. olivaceum* (Lyngb.) Kütz., C, H; *G. tergestinum* (Grun.) Fricke, B; *G. ventricosum* Greg., B; *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt, C, H; сем. *Epithemiaceae*: *Epithemia argus* Kütz, B; *E. turgida* (Ehr.) Kütz, C, H; *E. zebra* (Ehr.) Kütz. var. *zebra*, B, C, H; *E. zebra* var. *saxonica* (Kütz.) Grun., B, C, H; *Denticula elegans* Kütz., C, H; сем. *Rhopalodiaceae*: *Rhopallodia gibba* (Ehr.) O. Müll. var. *gibba*, B, C; *R. gibba* var. *ventricosa* (Ehr.) Grun., C, H; сем. *Nitzschiaceae*: *Nitzschia acicularis* W. Sm., B; *N. angustata* (W. Sm.) Grun. var. *acuta* Grun., C, H; *N. gracilis* Hantzsch. var. *gracilis*, B; *N. gracilis* var. *minor* Skabitsch., B; *N. palea* (Kütz.) W. Sm. var. *palea*, B, C, H; *N. palea* var. *capitata* Wisl. et Poretzky, B; *N. paleaceae* Grun., B; *N. sublinearis* Hust., B; *N. telezkoensis* Sheshukova, B; *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun. var. *vivax* (Hantzsch) Grun., C, H; сем. *Surirellaceae*: *Surirella angustata* Kütz., C; *S. biseriata* Bréb., B; *S. robusta* Ehr. var. *splendida* Ehr., C; *Cymatopleura solea* (Bréb.) W. Sm., H.

RHODOPHYTA

Класс *FLORIDEOPHYCEAE*

Порядок *NEMALIALES*

Сем. *Acrochaetiaceae*: *Audouinella hermanii* (Roth) Duby, C; *Chantransia chalybea* (Roth) Fries, C.

CHLOROPHYTA

Класс *CHLOROPHYCEAE*

Порядок *VOLVOCALES*

Сем. *Volvocaceae*: *Volvox globator* (L.) Ehr., C, H.

Порядок *TETRASPORALES*

Сем. *Nautococcaceae*: *Apiococcus consociatus* Korsch., Н.

Порядок *CHLOROCOCCALES*

Сем. *Characiaceae*: *Schroederia robusta* Korsch., В; *S. setigera* (Schröd.) Lemm., В; сем. *Hydrodictyaceae*: *Pediastrum kawraiskyi* Schmidle, Н; сем. *Botryococcaceae*: *Dictyosphaerium chlorelloides* (Naum.) Kom. et Perman, В; сем. *Radiococcaceae*: *Coenochloris pyrenoidosa* Korsch., В; сем. *Oocystaceae*: *Lagerheimia genevensis* (Chod.) Chod., В; сем. *Selenastraceae*: *Closteriopsis acicularis* (G. M. Smith) Belcher et Swale (=*Closteriopsis longissima* (Lemm.) Lemm. var. *acicularis* G. M. Smith), Н; *Monoraphidium arcuatum* (Korsch.) Hind., В; *M. griffithii* (Berk.) Kom.-Legn., В; *M. irregulare* (G. M. Smith) Kom.-Legn. (=*Dactilococcopsis irregularis* G. M. Smith), В, Н; сем. *Scenedesmaceae*: *Actinastrum aciculare* Playf., В; сем. *Coelastraceae*: *Scenedesmus intermedius* Chod. (=*S. quadricauda* (Turp.) Bréb. var. *eualternans* Proschk.), В; *S. obliquus* (Turp.) Kütz., В.

Порядок *ULOTRICHALES*

Сем. *Ulotrichaceae*: *Ulothrix zonata* (Web. et Mohr) Kütz., Н.

Порядок *OEDOGONIALES*

Сем. *Oedogoniaceae*: *Oedogonium upsaliense* Wittr., С, Н; *Bulbochaete intermedia* De Bary, С, Н.

Класс *CONJUGATOPHYCEAE*

Порядок *ZYGNEMALES*

Сем. *Zygnemaceae*: *Zygnema sp.*, С; сем. *Mougeotiaceae*: *Mougeotia scalaris* Hass., С, Н; *Mougeotia sp. ster*, В; сем. *Spirogyraceae*: *Spirogyra laxa* Kütz., Н; *S. major* Kütz., С; *Spirogyra* sp. *ster*, В, С.

Порядок *DESMIDIALES*

Сем. *Closteriaceae*: *Closterium ehrenbergii* Menegh., С, Н; *C. littorale* Gay *f. minus* Komarenko, В; *C. moniliferum* (Bory) Ehr. var. *moniliferum*, В, С, Н; *C. moniliferum* var. *concavum* Klebs, Н; *C. parvulum* Näg., В; *C. tumidum* Johns, С, Н; сем. *Desmidiaceae*: *Cosmoastrum dilatatum* (Ehr.) Pal.-Mordv., В; *C. retusum* (Turn.) Pal.-Mordv., В; *Cosmarium abbreviatum* Racib., В; *C. botrytis* Menegh., В; *C. punctulatum* Bréb. var. *punctulatum*, В; *C. punctulatum* var. *subpunctulatum* (Nordst.) Börg., С, Н; *C. succisum* West, В; *C. truncatellum* Perty, В.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильева И. И. Пресноводные эвгленовые и желтозеленые водоросли водоемов Якутии. Л., 1987. 265 с.

Васильева И. И. Анализ видового состава и динамики развития водорослей водоемов Якутии. Якутск, 1989. 48 с.

Водные пути бассейна Лены / Под ред. Р. С. Чалова. М., 1995. 600 с.

Водоросли: Справочник / Под ред. С. П. Вассера. Киев, 1989. 608 с.

Воробьева С. С. Фитопланктон водоемов Ангары. Новосибирск, 1995. 126 с.

Гецен М. В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л., 1985. 165 с.

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Л., 1988. Т. 2. 116 с.

Ермолаев В. И. Фитопланктон р. Пясина (Западный Таймыр) // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск, 1981. С. 16—29.

Кожова О. М., Кобанова Г. И. Фитопланктон средней части р. Ангары в 1972 г. // Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Лиственичное-на-Байкале, 1973. С. 117—119.

Комаренко Л. Е. Характеристика флоры водорослей и зоопланктона водоемов бассейна среднего течения р. Лены // Тр. ин-та биологии ЯФ Сиб. отд. АН СССР. Якутск, 1956. Вып. 2. С. 145—212.

Комаренко Л. Е. Планктон бассейна реки Яны. М., 1968. 151 с.

Харитонов В. Г. Диатомовые водоросли бассейна р. Анадырь (Чукотский автономный округ): Автореф. дис. .... канд. биол. наук. Л., 1981. 20 с.

Чайковская Т. С. Фитопланктон реки Енисей и Красноярского водохранилища // Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск, 1975. С. 43—91.
Sörensen T. A method of establisching groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // Kongel. Danke Vid. bernes Selskab. Biol. Krifter. 1948. Vol. 5. N 4. 120 p.
Starmach K. Chrysophyceae und *Haptophyceae*. Jena, 1985. 515 S.

SUMMARY

The first check-list of plankton algae sampled from the Aldan River in its up-, mid-, and downstreams is presented. According to original and published data, 166 algal species are found in the river plankton. The taxonomic structure of the Aldan River phytoplankton is specific for lotic plankton algae groupings, where, because of great turbulence, the role of benthos forms is significant, especially *Bacillariophyta*. Phytoplankton of the Aldan is typical to undisturbed northern running waters by composition of the basic genera and families. By the species composition of phytoplankton the Aldan is distinctly subdivided into an upper part with a mountain pattern of the river, and the part of mid- and downstreams with a plain pattern of the river.

УДК 561.5 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 12

© Б. И. Павлюткин

РАННЕМИОЦЕНОВАЯ ФЛОРА НЕЖИНО (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ) И НОВЫЙ ВИД РОДА *NYSSA* (*NYSSACEAE*)

B. I. PAVLYUTKIN. EARLY MIOCENE NEZHINO FLORA (PRIMORIE TERRITORY) AND A NEW SPECIES OF THE GENUS *NYSSA* (*NYSSACEAE*)

Дальневосточный геологический институт РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232)317847
E-mail: pavlyutkin@fegi.ru
Поступила 10.04.2008
Окончательный вариант получен 22.07.2008

Дана краткая характеристика нижнемиоценовой нежинской толщи и связанной с ней одноименной флоры, насчитывающей, по результатам предварительного изучения, 90 видов. Отмечается присутствие в составе нежинского фитокомплекса представителей южных, преимущественно субтропических родов, включая род *Nyssa*. Приведено описание, по отпечаткам листьев, нового вида *Nyssa polymorpha*.
Ключевые слова: *Nyssa*, ископаемая флора, ранний миоцен, Приморский край, Россия.

Ископаемые макроостатки ниссоподобных известны уже начиная с верхнего мела, но достоверно род *Nyssa* L. ведет начало с эоцена (Основы палеонтологии, 1963). На территории континентального юга Дальнего Востока присутствие *Nyssa* в виде отпечатков листьев отмечено в составе следующих тафофлор: эоценовой — болотнинской (Аблаев, 2000 : табл. 15, фиг. 10, табл. 16, фиг. 1—6, sub nom. *Nyssa komarovii* Ablaev et Akhmet.); миоценовых — ханкайской (Аблаев и др., 1994 : табл. 15, фиг. 7, табл. 16, фиг 3, sub nom. *Nyssa* sp.) и ботчинской (Ахметьев, 1973 : табл. 19, фиг. 7, табл. 25, фиг. 1, sub nom. *N. pseudoaquatica* Akhmet.). Кроме того, мной установлено присутствие эндокарпа ниссы в краскинской флоре, возраст которой я принимаю как раннеолигоценовый.

Редкая встречаемость представителей рода *Nyssa* в ископаемых флорах выглядит несколько странно, если учесть связь некоторых современных видов ниссы с рипарийными группировками, а также значительную продвинутость на север отдельных из них на востоке США до 45° с. ш. Редкость находок, возможно, отчасти объясняется сложностью определения листьев нисс, особенно цельнокрайных

форм, конвергирующих по листовой архитектуре с различными другими родами — представителями семейств, нередко весьма удаленных в систематическом плане отниссовых. Пыльца представителей рода *Nyssa* обнаруживается также эпизодически с оценкой «единично», причем главным образом в составе эоцен-олигоценовых палинофлор региона. Исходя из вышеизложенного, находка автором отпечатков листьев *Nyssa* хорошей сохранности в недавно открытой раннемиоценовой флоре Нежино на юге Приморья (Павлюткин, Чекрыжов, 2007) представляет вполне определенный интерес для региональной палеоботаники.

Нежинская флора происходит из пачки крепко сцементированных туфоалевролитов в кровле аллювиальной толщи, залегающей с размывом на промышленно-угленосных слоях павловской свиты и перекрывающейся, в свою очередь, с размывом галечниками усть-суйфунской свиты с соответствующими флористическими комплексами. В тектоническом отношении нежинская толща в типовом вариате приурочена к южному сектору Пушкинской депрессии, географически связанной с бассейном р. Раздольной (рис. 1).

Ниже дано описание типового разреза толщи. На угольном пласте Верхний подстилающей угленосной свиты верхнего олигоцена с размывом залегают:

1. Песчаник светло-серый слабосцементированный среднезернистый, в основании крупнозернистый, с тонкими (до 5 см) прослойками алевролита, насыщенного лигнитизированным растительным детритом. . . . . ≥ 4.0
2. Туфоалевролит желтовато-белый слоистый, крепко сцементированный (цемент железистый и кремнистый), с линзами лапиллиевого туфа и прослоями (до 0.2 м) тонкослоистого желтовато-серого алевролита; многочисленные отпечатки листьев и плодов по всему слою 1.0
3. Алевролит темно-оливковый, с мелкооскольчатой отдельностью 0.2
4. Уголь лигнитовый, сильно разложенный, рыхловатый 0.2

Общая мощность ≥ 5.4 м.

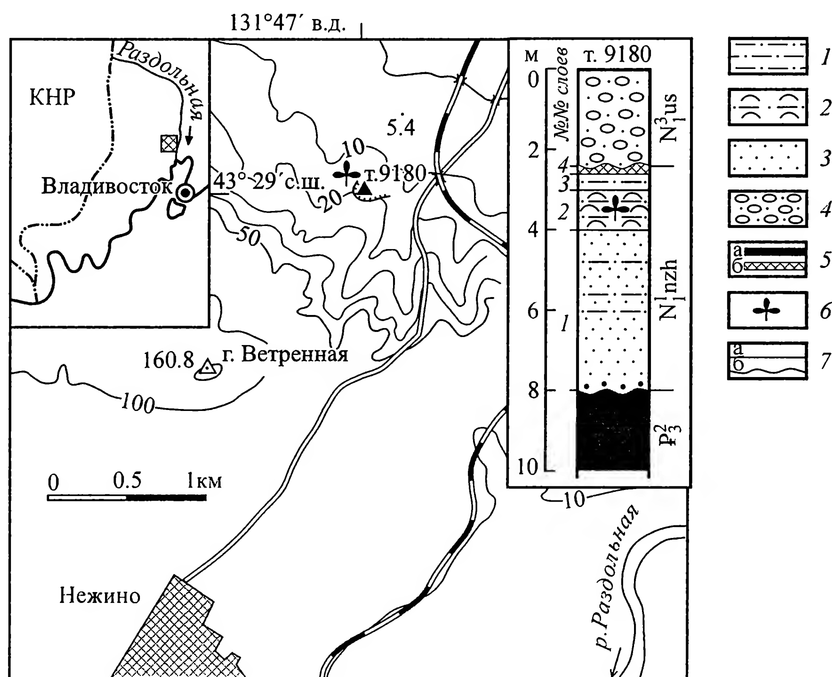


Рис. 1. Схема расположения типового разреза нежинской толщи и его литологическая колонка.
1 — алевролит; *2* — туфоалевролит; *3* — песчаник; *4* — галечник; *5* — уголь бурый (а), лигнитовый (б); *6* — растительные остатки; *7* — границы: литологические (а), несогласий (б).

Мощность толщи, немногим превышающая 5 м в зоне карьера, увеличивается в направлении к северу, к центральной части Пушкинской впадины, до нескольких десятков метров. Роль туфового материала в составе слагающих ее пород также нарастает в этом направлении: появляются линзы псаммитовых туфов, состоящих практически нацело из вулканического стекла риодацитового состава; характерны также прослои лигнитизированных растительных остатков, переходящих в отдельных интервалах в лигнитовые угли.

Флороносные породы весьма оригинальны, аналоги их до сих пор не фигурировали при описании разрезов третичных отложений Приморья. Они отличаются тонкоплитчатой отдельностью (как у шиферных сланцев) при размерах плиток до 1 $м^2$ и необычайно прочной цементацией. Цемент кремнистый; породы нередко интенсивно лимонитизированы по микротрещинам, совпадающим со слоистостью, что придает им буровато-красный цвет с поверхности. По плоскостям отдельности они буквально переполнены углефицированным растительным детритом, на фоне этих скоплений отмечаются отдельные отпечатки листьев. Листовая ткань их углефицирована, а детали жилкования и очертания края проявлены нечетко. К тому же такие отпечатки из-за твердости и одновременно хрупкости вмещающей породы практически не поддаются препарировке. Более благоприятны для обработки экземпляры из желтовато-серых тонких алевролитовых прослоев, не содержащих растительного детрита и не так сильно сцементированных. В них отпечатки листьев, так же как и в породах первого типа, распределены дискретно, без перекрытия, но встречаются гораздо реже, а по окраске заметно не отличаются от вмещающей породы. Многие экземпляры отличаются крупными размерами. Так, листья некоторых березовых достигают 15 см дл., тем самым как бы опровергая привычное отнесение этого семейства к группе мелколистных древесных пород. Эта особенность характерна также для буковых, ивовых, липовых.

Нежинская флора, насчитывающая более 500 экз., пока изучена только провизорно, но уже сейчас ясно, что она относится к новому типу неогеновых флор, ранее неизвестных в Приморье. Ее оригинальность подчеркивается как обликом флороносных пород, так и таксономическим составом, в котором видная роль принадлежит теплолюбивым родам, современные ареалы которых связаны с южными широтами. К ним относятся *Liquidambar*, *Celtis*, *Fagus*, *Castanea*, *Eurya*, *Idesia*, *Clethra*, *Styrax*, *Meliosma*, *Nyssa*, *Davidia* (листья и плоды), *Alangium*, *Cissus*, *Parthenocissus*, *Smilax*. Характерно разнообразие бобовых (не менее 4 четко отграниченных морфотипов), ореховых; многочисленны также клены как с простыми, так и сложными листьями.

В составе фитокомплекса, включающего в себя примерно 90 видов, абсолютно преобладает группа цветковых растений; хвойные представлены единичными экземплярами: хвоя *Pinus* ex gr. *bifoliata*, опадающие побеги таксодиума и глиптостробуса, крылатые семена кетелеерии и лиственницы. Несколько необычно выглядит присутствие папоротниковидных (*Osmunda*, *Dryopteris*), совершенно не характерных для известных миоценовых флор Приморья, причем осмунда обнаруживает большое сходство с *Osmunda* cf. *japonica* Thunb. из миоцена Хонсю (Uemura, 1988), отличаясь при этом от широко известной палеогеновой *O. sachalinensis* Krysht.

Флора смешанная, полидоминантная, хотя главную роль в ней играют элементы долинных ассоциаций: многочисленные *Populus*, *Salix*, *Ulmus*, ореховые. Вместе с тем также разнообразно представлены и растения, местообитания которых приурочены исключительно (или преимущественно) к склонам. К этой группе относятся прежде всего березовые (*Betula*, *Carpinus*, *Ostrya*, *Corylus*), кленовые, розоцветные (*Sorbus*, *Pyrus*, *Rubus*), бобовые, липовые, аралиевые, актинидиевые, бересклетовые.

Безусловно важным является вопрос о возрасте флоры Нежино. При его решении необходимо исходить как из геологической позиции флороносной толщи, так и из особенностей самой флоры, ее таксономического состава и композиционных особенностей. Как уже отмечено, флороносная толща сменяется вверх по разрезу галечниками, в полной мере отвечающими как по литологическим особенностям, так и по комплексу содержащихся в них растительных остатков усть-суйфунской свите (Байковская, 1974). Ее нижняя возрастная граница определяется калий-аргоновой датой 12.3 млн лет, полученной по монофракции вулканического стекла (Павлюткин и др., 1999).

Достаточно показательна, хотя и не столь эффектна, нижняя граница флороносной толщи. Залегающий в ее основании слой слабосцементированного песчаника, переходящий к противоположному северному борту карьера в крепкий песчаник при одновременном увеличением мощности, подстилается толщей тонкообломочных пород — алевролитов и аргиллитов с двумя пластами бурого угля рабочей мощности. При интерпретации этой границы также можно с достаточной уверенностью говорить о стратиграфическом несогласии. Ранее изученная подстилающая толща отвечает уровню верхнего олигоцена либо переходному олигоцен-миоценовому интервалу (Павлюткин, Петренко, 1994). Таким образом, исходя из геологических данных, вероятный возраст пачки с флорой Нежино оценивается в пределах раннего-среднего миоцена.

Этот вывод вполне согласуется с данными по самой нежинской флоре. С одной стороны, в составе нежинского фитокомплекса не отмечено присутствие палеогеновых форм, причем не только эоценовых, но и раннеолигоценовых, «энгельгардиевых», если не считать некоторых хвойных (*Taxodium*, *Glyptostrobus*), относимых к категории «транзитных». Это означает, что она не может рассматриваться в ряду эоцен-раннеолигоценовых флор. Не установлено у нее и никаких общих видов с флорой подстилающей олигоценовой павловской свиты. Последняя характеризуется умеренным обликом и однообразным составом. В ней весьма заметны растения водные или обитающие вблизи воды: *Nelumbo nipponica* Endo, *Salvinia neurolaqueata* Fotjan., *Potamogeton* sp., но особенно многочисленны листья *Populus* cf. *marchenkoi* Cheleb.

С другой стороны, нежинский фитокомплекс обнаруживает связи по ряду таксонов с миоценовыми флористическими комплексами Приморья (синеутесовским, ханкайским, усть-суйфунским), а также флорами «оптимального» миоцена Японии (флора Utto) и Китая (флора Shanwang), причем наибольшее сходство намечается с флорой Shanwang. Обе имеют много общего в композиционном отношении: в них крайне низка роль хвойных. Количество общих или близких таксонов значительно: *Betulá mioluminifera* Hu et Chaney, *Carpinus oblongibracteata* Hu et Chaney, *Castanea miomollissima* Hu et Chaney, *Juglans miocathayensis* Hu et Chaney, *Tilia miochinensis* Hu et Chaney, *Kalopanax acerifolium* Hu et Chaney, *Euonymus protobungeana* Hu et Chaney, *Celastrus mioangulatus* Hu et Chaney, *Acer miohenryi* Hu et Chaney и ряд других видов более широкого стратиграфического диапазона. К тому же есть основания полагать, что степень сходства обеих флор будет нарастать по мере уточнения состава нежинской коллекции за счет общих (или близких) видов в семействах ильмовых, ивовых, бобовых, сабиевых, конскокаштановых, кленовых. Показательно присутствие в нежинском фитокомплексе таких характерных видов, как *Acer rotundatum* Huz. sensu str., *Tilia remotiserrata* Oishi et Huz., известных исключительно из раннемиоценовых флор Кореи, Японии, Сахалина (Huzioka, 1972; Фотьянова, 1988).

Необходимо подчеркнуть, что флора Нежино резко отличается в композиционном плане от более молодой среднемиоценовой ханкайской флоры. Последняя характеризуется стабильным доминированием бука (до 50 %), а также обилием и разнообразием хвойных (Павлюткин, 2005). Наиболее важным для решения проблемы возраста флоры Нежино является присутствие в ее составе двух видов бука,

имеющих сравнительно узкий стратиграфический диапазон. Один из них, *Fagus chankaica* T. Alexeenko, характеризует средний миоцен Приморья, Кореи, а второй, *F. evenensis* Cheleb., известен в Приморье и на Сахалине в интервале поздний олигоцен—ранний миоцен, и только на Камчатке он поднимается до среднего миоцена. В Приморье этот вид отмечен в раннемиоценовом фитокомплексе Синего Утеса. Это позволяет рассматривать флору Нежино как промежуточную между ханкайской и синеутесовской, а ее возраст, более вероятно, в интервале второй половины раннего миоцена. Палеоботанические данные согласуются с радиоизотопной датой 17.1 ± 1.3 млн лет, полученной трековым методом для прослоя вулканического пепла из расматриваемой толщи.

В данной работе приведена характеристика представителя рода *Nyssa* из нежинский раннемиоценовой флоры. Род *Nyssa* представлен в ней 12 отпечатками листьев довольно хорошей сохранности. Несмотря на морфологическую изменчивость, они обнаруживают общие признаки, отличающие их от известных ископаемых восточноазиатских видов ниссы, что дает основание для выделения данного морфотипа в качестве нового вида. Ниже приведено его описание.

Nyssa polymorpha Pavlytkin sp. nov.

Табл. I, *1—3*; II, *1—4*; рис. 2

Leaf nearly complete with partly apex missing, oblong-elliptic; length 9.0 cm, wigth 3.7 cm; base round-cuneate; apex acuminate with short-attenuated blunt tip; petiole moderate thick to 1.4 cm long; margim entire. Venation pinnate brochidodromous; primary vein strong moderately thick to 1 cm at base of lamina but very thinning toward apex; secondaries about 12 pairs 6—8 times as thin than secondaries strong or slightly up-curved arise from midvein at angle 45—50° somewhat irregularly parallel alternate or subopposite and form wide symmetrical loops at margin accompanied with 1—3 additional gradually dimenished loops along the margin; intersecondary veins rare thin strong or slightly sinuous exten conformally secondaries to 2/3 half-lamina; tertiaries thin obscure zigzag, in tote perpendicular or slightly skew to secondary veins; higher order veins form lace-like net with very minute meshes; texture grained-like.

Holotype: leaf impression, Primorye, Nezhino, Lower Miocene, Coll. 9180, specimen 86, tab. I, fig. 1 (FEGI—Far East Geological Institute).

Листья, 6.0—12.5 см дл. и 4.0—4.8 см шир., цельнокрайные, весьма изменчивые по форме: яйцевидные, продолговатые, до обратно-широколанцетных; листовой индекс меняется от 1.5 до 2.5; основание от широкозакругленного до узкоклиновидного; верхушка округло-клиновидная, клиновидная, с коротко оттянутым

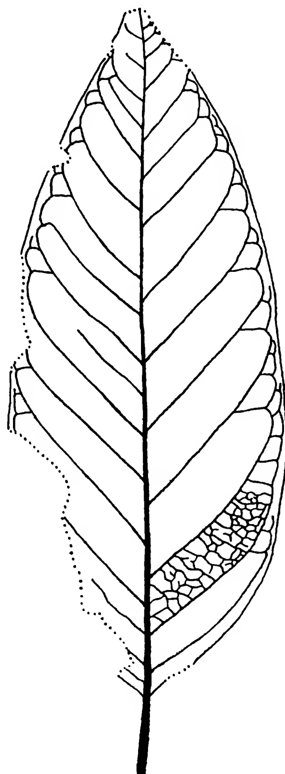


Рис. 2. *Nyssa polymorpha*, голотип.

притупленным кончиком; черешок средней толщины, с длиной сохранившейся части до 1.4 см, иногда чуть расширенный к основанию. Жилкование перистое, камптодромное в нижней и средней частях листа и брохидодромное в его верхушке. Главная жилка прямая или слегка плавно изогнутая, сравнительно тонкая (до 1 мм при основании), сильно истончающаяся к верхушке листа. Вторичные жилки (9—12 пар) в 6—8 раз тоньше главной, очередные попарно сближенные или супротивные, отходят от главной с более или менее равными интервалами под углом от 45° при основании до 55° в верхней части пластинки, параллельные, в целом почти прямые, реже слегка изогнутые кверху, соединяющиеся вблизи края пластинки слегка угловатыми петлями, сопровождающимися дополнительными последовательно уменьшающимися петлями, число которых не превышает 3, а в верхушке листа жилки соединяются округлыми дугами (табл. II, *4*). У некоторых экземпляров отмечаются тонкие прямые или извилистые вставочные жилки, протягивающиеся параллельно вторичным до 2/3 ширины полупластинки. Третичные жилки (5 на 1 см) тонкие, слегка извилистые, перпендикулярные или несколько косо проходящие к вторичным (табл. I, *2*, рис. 2). Жилки четвертого порядка незначительно уступают по толщине третичным и проходят перпендикулярно по отношению к последним. Жилки более высоких порядков формируют сеточку с мелкими ячейками. Текстура тонкая с характерной зернистостью.

Голотип: отпечаток листа, нижний миоцен, Нежино (Приморье), кол. 9180, обр. 86 (табл. I, *1*) (ДВГИ — Дальневосточный геологический институт).

Прежде всего необходимо отметить отличия нежинских листьев, отнесенных к *Nyssa*, от представителей рода *Magnolia*, с которыми их сближают (особенно это касается образцов 4 и 10) общие очертания, цельнокрайность и тип жилкования. Однако у листьев магнолий сеть жилок третьего и четвертого порядков обычно грубая, резко выделяющаяся, причем на обеих поверхностях листа, в то время как у современной *Nyssa sylvatica*, с которой сравниваются нежинские экземпляры, она проявлена слабо на фоне своеобразной мелкозернистой текстуры пластинки (рис. 3).

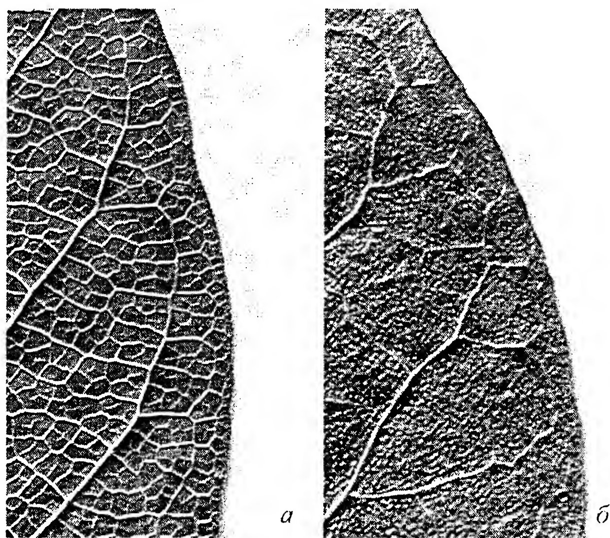


Рис. 3. Типы жилкования листьев современных видов.
а — *Magnolia kobus*, ×3, Хонсю (Япония), коллекция автора; *б* — *Nyssa sylvatica*, ×3, Иллинойс (США), коллекция автора.

От ископаемых видов ниссы из болотнинской и ханкайской флор (Аблаев, 2000; Аблаев и др., 1994), как и от вида *N. zhilinii* из олигоцена Пасеково (Викулин, Пнева, 1986), листья нового вида отличаются отсутствием зубцов. По этому же признаку они отличаются от *N. a-yokoyamai* Tanai из среднего миоцена Японии (Tanai, 1977). Заметим, что цельнокрайный экземпляр из флоры Yoshioka (Хоккайдо), фигурировавший первоначально как *Nyssa japonica* sp. nov. (Tanai, Suzuki, 1963), переведен позднее в род *Camptotheca* (Tanai, 1977). От цельнокрайной олигоценовой *N. zaisanica* Grubov (Криштофович и др., 1956 : табл. 60, фиг. 8, 9) отличия проявляются в более острых углах отхождения вторичных жилок, разнообразии форм листовой пластинки, бифуркациях вторичных жилок у отдельных экземпляров. Еще бóльшие отличия проявляются при сравнении с европейской *N. vertumnii* Ung. из среднемиоценовой флоры Крынки (Криштофович, Байковская, 1965).

Среди других ископаемых видов ниссы, описанных по отпечаткам листьев, вполне определенное сходство у нового вида проявляется с *N. pseudoaquatica* Akhmet. из миоценовой флоры Ботчи (Хабаровский край), хотя полноценное сравнение с ботчинскими экземплярами затруднено из-за отсутствия на соответствующих фотоизображениях необходимых деталей листовой архитектуры. Листья этого вида отличаются несколько бóльшим числом вторичных жилок (12—14 пар, согласно автору вида) примерно при тех же размерах пластинки и более открытыми углами их отхождения. Сведения о третичном жилковании у ботчинских экземпляров при первоописании вида не приведены, но указывается на отхождение под острым углом от вторичных жилок в направлении края пластинки анастомозов. Эта деталь, видимая, хотя и нечетко, на фотоизображении голотипа *N. pseudoaquatica*, наблюдается начиная с непосредственной близости от главной жилки. Такая особенность не характерна для современных представителей рода нисса, но отмечается у некоторых рододендронов. Окончательное заключение о сходстве или отличии нежинской *N. polymorpha* от ботчинских экземпляров можно дать только при получении достаточно информативных фотоизображений последних с необходимыми увеличениями.

Из современных представителей рода сходство у нового вида, как отмечено выше, проявляется с североамериканской *Nyssa sylvatica* Marsh. (табл. II, *5*), ареал которой охватывает восточные штаты США от побережья Мексиканского залива до широты Великих Озер, хотя есть и отличие. Оно выражается в преимущественно прямых вторичных жилках у ископаемого вида, что более характерно для рецентной североамериканской *N. aquatica* L. Вместе с тем, как уже отмечено, ни у одного листа ниссы из нежинской флоры не обнаружено признаков зубцов, весьма типичных для *N. aquatica*.

М а т е р и а л: кол. 9180, обр. 4, 10, 23, 78, 86 (голотип), 107, 339, 358, 440, 474, 501, 502.

М е с т о н а х о ж д е н и е: нижний миоцен, Нежино (Приморский край).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г. Биостратиграфия палеогена побережья юга Приморья. Владивосток, 2000. 116 с.

Аблаев А. Г., Тащи С. М., Васильев И. В. Миоцен Ханкайской впадины Западного Приморья. Владивосток, 1994. 150 с.

Ахметьев М. А. Миоценовая флора Сихотэ-Алиня (р. Ботчи). М., 1973. 124 с. (Тр. ГИН АН СССР; вып. 247).

Байковская Т. Н. Верхнемиоценовая флора Южного Приморья. Л., 1974. 196 с.

Викулин С. В., Пнева Г. П. *Nyssa zhilinii* — новый третичный вид из Пасеково (Среднерусская возвышенность) и Ашутаса (Восточный Казахстан) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 9. С. 1266—1270.

Криштофович А. Н., Байковская Т. Н. Сарматская флора Крынки. М.; Л., 1965. 135 с.

Криштофович А. Н., Палибин И. В., Шапаренко К. К. и др. Олигоценовая флора г. Ашутас в Казахстане // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 8. М.; Л., 1956. Вып. 1. 166 с.

Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М., 1963. 743 с.
Павлюткин Б. И. Среднемиоценовая ханкайская флора Приморья. Владивосток, 2005. 216 с.
Павлюткин Б. И., Петренко Т. И. Стратиграфия пограничных отложений олигоцена и миоцена в Приморье // Стратиграфия. Геол. коррел. 1994. Т. 2. № 6. С. 119—127.
Павлюткин Б. И., Петренко Т. И., Царько Е. И. Третичная сандуганская свита Приморья: проблемы корреляции и возраста // Тихоокеан. геология. 1999. Т. 18. № 5. С. 69—81.
Павлюткин Б. И., Чекрыжов И. Ю. К проблеме корреляции Дальневосточных миоценовых флор эпохи климатического оптимума // Докл. АН. 2007. Т. 416. № 5. С. 662—665.
Фотьянова Л. И. Флора Дальнего Востока на рубеже палеогена и неогена (на примере Сахалина и Камчатки). М., 1988. 190 с.
Huzioka K. Tertiary floras of Korea // J. Min. Colleg. Akita Univ. Ser. A. 1972. Vol. 5. N 1. P. 1—83.
Tanai T. Fossil leaves of the *Nyssaceae* from the Miocene Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 4. 1977. Vol. 17. N 3. P. 505—516.
Tanai T., Suzuki N. Miocene Floras in southwestern Hokkaido, Japan // Tertiary floras of Japan (1). 1963. P. 97—149 (Collab. Assoc. Comm. 80th Anniv. Ceol. Surv. Japan).
Uemura K. Late Miocene Floras in Northeast Honshu, Japan. Tokyo, 1988. 174 p.

SUMMARY

The Early Miocene Hezhino Flora (Primorie) related to the formation of the same name, has been characterised. According to a preliminary research, the flora comprises about 90 species. A new species *Nyssa variabilis* is described on leaf impressions.

УДК 581.461 : 582.929 : 57.017.55 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 12

© **В. Н. Годин**

МОРФОЛОГИЯ ЦВЕТКОВ *SCHIZONEPETA MULTIFIDA* (*LAMIACEAE*) В СВЯЗИ С ПОЛОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЕЙ

V. N. GODIN. FLOWER MORPHOLOGY OF *SCHIZONEPETA MULTIFIDA* (*LAMIACEAE*) IN THE CONTEXT OF THEIR SEX DIFFERENTIATION

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383) 330-19-86
E-mail: godin@ngs.ru
Поступила 11.01.2008
Окончательный вариант получен 21.01.2009

У гинодиэцичного вида *Schizonepeta multifida* изучена морфология 200 цветков, собранных в Хакасии в естественных условиях произрастания. По размерам и строению четко выделяется два типа цветков: обоеполые и пестичные. В пестичных цветках наблюдается редукция андроцея, представленного стаминодиями. Типы цветков различаются по размерам частей венчика, андроцея и гинецея. Обсуждается гипотеза, объясняющая наличие полового диморфизма по размерам околоцветника у цветковых растений.
Ключевые слова: *Schizonepeta multifida*, гинодиэция, цветок, морфология.

Гинодиэция (наличие у вида особей только с пестичными и особей только с обоеполыми цветками) впервые была обстоятельно изучена Ч. Дарвином (Darwin, 1877). Возникновение двух типов цветков у одного вида он связывал с действием естественного отбора для обеспечения наиболее полной ксеногамии. По мнению Ч. Дарвина, самой вероятной причиной разделения двух форм является обнаруженная им более высокая семенная продуктивность у особей с пестичными цветками по сравнению с особями, образующими обоеполые цветки. К настоящему времени гинодиэция выявлена у 543 видов из 50 семейств покрытосеменных мировой флоры (Демьянова, 1985). Гинодиэция наиболее широко распространена в таких се-

мействах, как *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae*, *Asteraceae* (Демьянова, 1985). Сем. *Lamiaceae* Lindl. по числу видов занимает одно из ведущих положений во флоре России. Однако достаточно мало работ, касающихся детального описания основных структур цветка (Байкова, 2006; Маслова, 2006; Тюнникова, Маслова, 2007; Westerkamp, Classen-Bockhoff, 2007). Единичны работы, посвященные морфологическим и структурным отличиям пестичных и обоеполых цветков в данном семействе (Пономарев, 1959; Демьянова, Овёснова, 1976; Анисимова, Демьянова, 2007).

В качестве объекта исследования выбрана *Schizonepeta multifida* (L.) Briq. (шизонепета многонадрезанная) из сем. *Lamiaceae* — травянистое длинно- или короткокорневищное многолетнее поликарпическое растение (Отмахов, Черемушкина, 2007). Ареал вида охватывает Западную и Восточную Сибирь, Дальний Восток, Монголию и Китай (Пояркова, 1954). Наиболее часто встречается в составе травостоя луговых степей, остепненных и лесных суходольных лугов (Куминова, 1960). Гинодиэция у *S. multifida* впервые описана E. Loew (1894). Однако сведения о морфологических особенностях обоеполых и пестичных цветков у этого вида в литературе отсутствуют. В связи с этим целью данной работы явилось изучение полового диморфизма в строении цветков *S. multifida*.

Материал и методика

Материал собрали в 2007 г. в естественных условиях Республики Хакасия. Изучена морфология 100 пестичных и 100 обоеполых цветков *S. multifida*. Размеры частей цветков измеряли под бинокуляром МБС-1. Производили измерения следующих частей цветка: длины трубки чашечки, длины и ширины зубцов чашечки, высоты зева чашечки, длины трубки венчика, длины верхней и нижней губ венчика, длины и ширины средней лопасти нижней губы венчика, длины верхних и нижних тычинок, длины и ширины пыльника, длины столбика, длины лопасти рыльца, длины и ширины лопасти завязи, длины передней лопасти нектарного диска.

Данные обработаны методами вариационной статистики (Зайцев, 1984; Шмидт, 1992). Для каждого изучаемого признака определяли пределы варьирования (min—max), среднее значение (*M*), его ошибку (*m*). Сравнение средних арифметических проводили с помощью *t*-критерия Стьюдента. Результаты вычислений представлены в таблице.

Морфология цветков описана согласно «Атласу...» (Федоров, Артюшенко, 1975), с уточнениями Н. В. Первухиной (1979). Названия половых типов цветков приведены в соответствии с последними методическими рекомендациями (Gender.., 1999; Годин, 2007).

Результаты исследования

Исследование показало, что *S. multifida* образует цветки двух типов — обоеполые и пестичные на разных особях. Следовательно, *S. multifida* — гинодиэцичное растение.

Обоеполые цветки

Околоцветник. Цветки *S. multifida* полные, билатерально-симметричные, зигоморфные, тетрациклические, гетеромерные. Околоцветник двойной: дифференцирован на чашечку и венчик.

Морфометрические показатели обоеполых
и пестичных цветков *Schizonepeta multifida*

Признак	Тип цветка	min—max	$M \pm m$	P
Длина трубки чашечки, мм	Обоеполый	2.40—3.50	3.17 ± 0.07	**0.159**
	пестичный	2.90—3.95	3.30 ± 0.05	
Длина зубцов чашечки, мм	То же	0.75—1.30	1.05 ± 0.03	**0.504**
		0.85—1.25	1.07 ± 0.02	
Ширина зубцов чашечки, мм	» »	0.70—1.00	0.87 ± 0.02	**0.763**
		0.65—1.00	0.88 ± 0.02	
Высота зева чашечки, мм	» »	1.47—1.69	1.61 ± 0.01	**0.213**
		1.49—1.69	1.59 ± 0.01	
Длина трубки венчика, мм	» »	4.50—5.80	5.35 ± 0.07	0.000
		3.50—4.85	4.19 ± 0.07	
Длина верхней губы венчика, мм	» »	1.60—2.70	2.19 ± 0.06	0.000
		0.90—1.75	1.33 ± 0.04	
Длина нижней губы венчика, мм	» »	2.50—4.05	3.56 ± 0.08	0.000
		1.35—2.60	1.97 ± 0.05	
Длина средней лопасти нижней губы венчика, мм	» »	1.85—2.75	2.32 ± 0.05	0.000
		0.85—1.70	1.30 ± 0.04	
Ширина средней лопасти нижней губы венчика, мм	» »	2.65—3.60	3.20 ± 0.05	0.000
		1.05—1.55	1.28 ± 0.02	
Длина нижних тычинок, мм	» »	5.00—6.35	5.69 ± 0.08	0.000
		2.10—3.50	2.60 ± 0.05	
Длина верхних тычинок, мм	» »	6.05—7.70	6.97 ± 0.10	0.000
		2.70—4.10	3.34 ± 0.07	
Длина пыльника, мм	» »	0.46—0.97	0.71 ± 0.02	0.000
		0.08—0.17	0.13 ± 0.004	
Ширина пыльника, мм	» »	0.50—0.81	0.63 ± 0.02	0.000
		0.14—0.31	0.19 ± 0.01	
Длина столбика, мм	» »	4.60—8.25	6.69 ± 0.21	0.000
		4.00—7.00	5.65 ± 0.15	
Длина лопасти рыльца, мм	» »	0.36—0.62	0.49 ± 0.01	0.049
		0.35—0.78	0.54 ± 0.02	
Длина лопасти завязи, мм	» »	0.32—0.46	0.40 ± 0.01	0.003
		0.34—0.55	0.45 ± 0.01	
Ширина лопасти завязи, мм	» »	0.21—0.29	0.25 ± 0.004	0.001
		0.22—0.39	0.29 ± 0.01	
Длина передней лопасти нектарного диска, мм	» »	0.52—0.73	0.62 ± 0.01	0.001
		0.48—0.66	0.57 ± 0.01	

Примечание. min—max — минимальное и максимальное значение признака; *M*, *m* — среднее значение признака и его ошибка; P — достоверность различий двух среднеарифметических значений признаков. Полужирным шрифтом отмечены недостоверные различия.

Чашечка подпестичная, образована 5 тангентально сросшимися чашелистиками. Она 5-лопастная, обратноконической формы, с 15 жилками, правильная, слегка согнутая, неопадающая, увядающая, при плодах колокольчато вздутая, зелено-синеватого цвета. В сросшейся чашечке выделяются трубка, отгиб и зев. Трубка чашечки прямая, изнутри голая, длиной от 2.4 до 3.5 мм. В зеве чашечка прямая или слабо скошена, высота зева 1.5—1.7 мм. Снаружи чашечка густо опушена головчатыми волосками на коротких ножках и гораздо более крупными, округлыми желтоватыми пельтатными железками. Зубцы лопастей прямые, по форме от треугольных до линейно-ланцетных, острые, но на кончиках не остистые, длина их варьиру-

ет от 0.8 до 1.3 мм, ширина — от 0.7 до 1.0 мм. Между зубцами у края зева расположены 5 маленьких утолщений в виде желвачков.

Венчик образован 5 тангентально сросшимися лепестками, зигоморфный, двугубый, раскрытый, сине-фиолетового цвета. Сросшиеся части венчика расчленяются на трубку, зев и отгиб. Венчик явственно разделен на две губы, из которых верхняя образована 2, а нижняя — 3 лепестками. Снаружи венчик опушен редкими длинными волосками, на лопастях губ волоски более длинные. Трубка венчика внутри голая, согнутая, длиннее чашечки, длиной от 4.5 до 5.8 мм, к отгибу довольно резко расширенная, равна отгибу. Зев расширенный, опушенный. Верхняя губа длиной от 1.6 до 2.7 мм, прямая, на треть или немного глубже надрезана на 2 яйцевидные заостренные лопасти. Нижняя губа простертая, трехлопастная, в 1.5 раза длиннее верхней (2.5—4.1 мм), с боковыми лопастями такой же формы, как лопасти верхней губы, но в 1.5 раза крупнее. Средняя лопасть нижней губы широко обратнояйцевидная, слегка вогнутая, с двумя выемками на каждой лопасти, к основанию ноготкообразно суженная, с вверх загнутыми краями, длиной от 1.9 до 2.8 мм, шириной от 2.7 до 3.6 мм.

Андроцей. Андроцей тетрамерный, гаплостемонный (один круг тычинок). В обоеполых цветках *S. multifida* 4 фертильные тычинки своими тычиночными нитями срастаются с трубкой венчика до его зева, но не срастаются друг с другом. Передняя (нижняя) пара тычинок расположена над нижней губой венчика, отогнута от вертикальной оси цветка наружу. Задняя (верхняя) пара тычинок расположена под верхней губой, дуговидно изогнута в верхней части к вертикальной оси цветка. Тычинки двусильные: задние тычинки длиннее передних. Длина нижних тычиночных нитей варьирует от 5.0 до 6.4 мм, длина верхних — от 6.1 до 7.7 мм. Свободные части тычиночных нитей тонкие, длинные, голые, округлой формы, на всем протяжении одного диаметра. Сросшиеся части тычиночных нитей в верхней части трубки венчика округлые, постепенно уплощающиеся и в основании лепестков представлены только жилками. Пыльники 4-гнездные, сердцевидной формы, раздвоенные у основания, подвижные, соединены с тычиночными нитями ниже середины спинной стороны, располагаются на верхушке. У всех тычинок в цветке пыльники одинаковой формы и одного размера, не соприкасаются друг с другом, длиной от 0.5 до 1.0 мм, шириной от 0.5 до 0.8 мм. Гнезда пыльников раскрываются продольной щелью, одинаковые, сначала параллельные, позже расходящиеся под углом, близким к прямому. Гнезда в теках перед вскрытием частично объединяются из-за разрушения верхней половины перегородки между ними. Связник, являющийся прямым продолжением тычиночных нитей, треугольной формы.

Пыльца. В сем. *Lamiaceae* пыльца бывает 3- и 6-бороздной, соответствующей 2- и 3-клеточной зрелой пыльце, что встречается чрезвычайно редко в пределах одного семейства. Гинодиэция в этом семействе, как правило, коррелирует с 3-клеточной 6-бороздной пыльцой (Демьянова, 1985). Пыльцевые зерна *S. multifida* 6-бороздные, сфероидальной формы, несколько сплюснутые по одному из диаметров, беспоровые, поверхность мелкобугорчатая (Заклинская, 1950). Диаметр пыльцевых зерен варьирует от 25.3 до 36.5 мкм. Фертильность пыльцы колеблется от 88 до 97 %.

Нектарники. Нектарники внутрицветковые, расположены под завязями на цветоложе в виде утолщенного мясистого нектарного диска. Наиболее обычный тип нектарника в сем. *Lamiaceae* — это диск с 4 хорошо развитыми лопастями (Кулиев, 1959; Карташова, 1965). Такой тип нектарного диска характерен и для *S. multifida*, передняя лопасть которого (расположена в основании лепестков, образую-

щих нижнюю губу венчика) заметно крупнее остальных. Длина передней лопасти нектарного диска варьирует от 0.5 до 0.7 мм. Лопасти нектарного диска чередуются с лопастями завязи.

Гинецей. Гинецей димерный, синкарпный. Образован двумя плодолистиками с числом гнезд, соответствующим числу плодолистиков. Каждое гнездо делится ложной перегородкой пополам, вследствие чего завязь становится 4-лопастной, с одним анатропным семязачатком в каждой лопасти. Длина лопасти завязи варьирует от 0.3 до 0.5 мм, ширина — от 0.2 до 0.3 мм. Завязь верхняя, сидячая, с выпяченными половинками гнезд, гладкая и голая. Столбик длиной от 4.6 до 8.3 мм отходит от основания лопастей завязи (гинобазический), тонкий и очень длинный, голый, к верхушке отклоняется от своей вертикальной оси. Рыльце двулопастное, голое, игольчатое, вильчатое или якоревидное в зависимости от фазы развития цветка (см. ниже). Лопасти рыльца цельные, ланцетовидной формы, отклоняются от вертикальной оси столбика.

Дихогамия. Обоеполые цветки *S. multifida* протандричны. Пыльники вскрываются сразу после распускания бутонов. Опорожнение пыльников осуществляется в течение немногих (4—5) часов, особенно у цветков, распустившихся утром, когда они посещаются насекомыми-опылителями. После распускания цветка рыльце бывает сначала игольчатым или сразу имеет вильчатую форму, направлено несколько косо кверху и не выступает из верхней губы. Подобные рыльца не готовы к опылению: при микроскопировании с ацетокармином видна не прорастающая на рыльце пыльца. Спустя некоторое время (3—4 ч и более) вильчатое рыльце обычно несколько спускается вниз, и нередко его нижняя лопасть оказывается уже усеянной, особенно на самом кончике, пыльцевыми зернами. Рыльца в этой стадии уже выступают из верхней губы на 2—3 мм. При микроскопировании в ацетокармине на рыльцах видны прорастающие пыльцевые зерна. Позднее, к концу дня или уже на следующий день, рыльца становятся якоревидными. Пыльца обычно локализована у них уже на обеих лопастях. У старых цветков якоревидные рыльца могут быть настолько резко опущены вниз на длинных столбиках, что они преграждают насекомым доступ внутрь цветка.

Пестичные цветки

Околоцветник. По строению околоцветника обоеполые и пестичные цветки *S. multifida* не различаются. Различий по размерам частей чашечки между обоеполыми и пестичными цветками *S. multifida* не выявлено. Различия связаны только с размерами венчика: его части у обоеполых цветков всегда крупнее, чем у пестичных (см. таблицу).

Андроцей. Наибольшие отличия обоеполых и пестичных цветков наблюдаются как в строении, так в размерах андроцея. Тычинки представлены стаминодиями, что отразилось на размерах всех частей андроцея. Так, длина и ширина пыльников в обоеполых цветках 0.7 и 0.6 мм, а в пестичных цветках — 0.1 и 0.2 мм соответственно. Часто встречаются пестичные цветки с 2 нижними стаминодиями (полностью отсутствует, как правило, верхняя пара стаминодиев).

Гинецей. Структурных отличий в строении гинецея обоеполых и пестичных цветков *S. multifida* не обнаружено. Однако наблюдаются различия по размерам женских генеративных органов: в обоеполых цветках столбик длиннее, чем в пестичных (см. таблицу). Пестичные цветки имеют более крупные лопасти рыльца и завязей, чем обоеполые.

Обсуждение

В результате наших исследований выявлены различия в размерах частей обоеполых и пестичных цветков *S. multifida*. К первичным половым признакам цветка этого вида следует отнести признаки гинецея и андроцея. Различия в значениях андроцея между обоеполыми и пестичными цветками вполне понятны и обусловлены процессами его редукции в пестичных цветках. Вторичными половыми признаками у цветков *S. multifida* являются большинство изученных признаков околоцветника за исключением параметров чашечки и ее частей. Морфологические различия обоеполых и пестичных цветков строго выражены: по внешнему виду можно отчетливо судить о принадлежности цветка к тому или иному половому типу, что важно при изучении половой структуры популяций.

Для объяснения наблюдающихся различий по размерам околоцветника и его частей у обоеполых и пестичных цветков гинодиэцичных видов в литературе существует гипотеза «коррелятивного развития» (Gender.., 1999), которая исходит из предположения, что между лепестками и тычинками наблюдается согласованный рост и/или генетическая корреляция (Raab, Koning, 1988; Stanton, Young, 1994). Ряд исследователей (Baker, 1948; Plack, 1957) показали, что на рост венчика у гинодиэцичных видов влияют гормоны, выделяемые тычинками. Демьянова (1985) высказывает предположение, что на размеры околоцветника у пестичных цветков гинодиэцичных видов более губительно влияет редукция пыльников и пыльцы, осуществляющаяся на ранней стадии, в сравнении с дегенерацией их на более поздней стадии. По нашему мнению, которое совпадает с представлениями С. С. Хохлова (1968), гормональная теория не вскрывает причины гинодиэции. Однако она объясняет уменьшение размеров венчиков пестичных цветков.

В строении гинецея обоеполых и пестичных цветков *S. multifida* отсутствуют качественные различия. Превращение тычинок в стаминодии в пестичных цветках никак коррелятивно не связано со строением гинецея. Напротив, пестичные цветки имеют лучше выраженную рыльцевую поверхность и более крупные лопасти завязи, чем у обоеполых. Увеличение воспринимающей поверхности рылец следует рассматривать как приспособление пестичных цветков к перекрестному опылению, которое для них является единственным и неизбежным. Гейтоногамия или автогамия у них исключена.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность Е. В. Байковой за прочтение рукописи статьи и критические замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимова А. Г., Демьянова Е. И. Морфолого-анатомические особенности половых форм *Origanum vulgare* (*Lamiaceae*) // Раст. ресурсы. 2007. Вып. 1. С. 36—45.

Байкова Е. В. Род Шалфей: морфология, эволюция, перспективы интродукции. Новосибирск, 2006. 248 с.

Годин В. Н. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 2. С. 98—108.

Демьянова Е. И. Распространение гинодиэции у цветковых растений // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 10. С. 1289—1301.

Демьянова Е. И., Овёснова Е. П. Гинодиэция у *Salvia stepposa* Schost. // Экология опыления. Пермь, 1976. Вып. 2. С. 99—105.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.

Заклинская Е. Д. Семейство *Labiatae* // Пыльцевой анализ. М., 1950. С. 339—343.

Карташова Н. Н. Строение и функция нектарников цветка двудольных растений. Томск, 1965. 195 с.

Кулиев А. М. Морфологическая эволюция нектарников у покрытосеменных растений. Кировобад, 1959. 139 с.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.

Маслова Е. В. Биосистематика семейства *Lamiaceae* во флоре Белгородской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2006. 19 с.

Отмахов Ю. С., Черемушкина В. А. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Schizonepeta multifida* (*Lamiaceae*) // Раст. ресурсы. 2007. Вып. 1. С. 88—96.

Первухина Н. В. Околоцветник покрытосеменных. Л., 1979. 111 с.

Пономарев А. Н. Об опылении шалфея степного (*Salvia stepposa* Schost.) // ДАН СССР. 1959. Т. 127. № 4. С. 917—920.

Пояркова А. И. Схизонепета — *Schizonepeta* Briq. // Флора СССР. М.; Л., 1954. Т. XX. С. 282—286.

Тюнникова Н. В., Маслова Е. В. Морфологическая характеристика видов *Galeopsis tetrahit* и *G. bifida* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 8. С. 1226—1234.

Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л., 1975. 351 с.

Хохлов С. С. Происхождение гинодиэцичных видов в свете исследований эволюции цветка при апомиксисе // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1968. С. 3—30.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1992. 288 с.

Baker H. G. Corolla-size in gynodioecious and gynomonoecious species of flowering plants // Proc. Leeds Philos. Literary Soc. 1948. Vol. 5. N 1. P. 136—139.

Darwin C. The different forms of flowers on the plants of the same species. L., 1877. 307 p.

Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Berlin, 1999. 305 p.

Loew E. Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Systematische Zusammenstellung des in den letzten zehn Jahren veröffentlichten Beobachtungsmaterials. Stuttgard, 1894. 424 S.

Plack A. Sexual dimorphism in *Labiatae* // Nature. 1957. Vol. 180. P. 1218—1219.

Raab M. M., Koning R. E. How is floral expansion regulated? // BioScience. 1988. Vol. 38. N 10. P. 670—674.

Stanton M. L., Young H. J. Selection for floral character associations in wild radish, *Raphanus sativus* L. // J. Evol. Biol. 1994. Vol. 7. N 3. P. 271—285.

Westerkamp C., Classen-Bockhoff R. Bilabiate flowers: the ultimate response to bees? // Ann. Bot. 2007. Vol. 100. N 2. P. 375—391.

SUMMARY

The morphology of 200 flowers of a gynodioecious plant *Schizonepeta multifida* collected from the wild of Khakassia has been studied. Two types of the flowers (hermaphrodite and pistillate) are clearly distinguished. In the pistillate flowers, a partial reduction of stamens is observed. The types of flowers differ in the size the of parts of corolla, androecium and gynaecium. The hypothesis explaining presence of sex dimorphism on the perianth size in the flowering plants is considered.

УДК 581.821 : 582.683.2 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 12

© А. П. Карпова, О. В. Яковлева

СТРОЕНИЕ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ У ВИДОВ *STROGANOWIA* И НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *LEPIDIUM* (*CRUCIFERAE*)

A. P. KARPOVA, O. V. YAKOVLEVA. SEED COAT STRUCTURE OF *STROGANOWIA* SPECIES AND SOME REPRESENTATIVES OF *LEPIDIUM* (*CRUCIFERAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: olgayak1945@mail.ru
Поступила 17.12.2008
Окончательный вариант получен 23.06.2009

С помощью светового, сканирующего и трансмиссионного электронного микроскопов изучена морфология и анатомия семян у 21 вида рода *Stroganowia* и 9 близких к нему видов рода *Lepidium*. Для рода *Stroganowia* установлено 2 типа первичной скульптуры поверхности семян и 1 тип вторичной скульптуры. Семена *Stroganowia* экзо-эндотестальные, эндотегминальные. Виды *Stroganowia* делятся на 2 группы по наличию слизи в клетках экзотесты. Основные различия между видами выявлены в строении экзотесты и эндотесты. Семена изученных видов *Lepidium* эндотестальные, эндотегминальные. Семенная кожура родов *Stroganowia* и *Lepidium* различается главным образом структурой эндотесты. По особенностям строения тесты из состава рода *Stroganowia* исключен вид *S. litwinowii* Lipsky.
Ключевые слова: семена, скульптура поверхности, семенная кожура, слизесодержащие клетки, *Stroganowia*, *Lepidium*, *Cruciferae*.

Система рода *Stroganowia* Kar et Kir., его объем и родственные связи до сих пор остаются дискуссионными. Таксономическая обработка рода производилась трижды: Н. В. Павловым в 1933 и 1939 гг. и В. П. Бочанцевым в 1984 г. При этом использовались признаки только внешнего строения растений, что оказалось недостаточным для установления границ рода *Stroganowia*. По мнению ряда исследователей (Павлов, 1939; Бочанцев, 1984; Камелин, 2002; Дорофеев, 2004), род *Stroganowia* по морфологии вегетативных и репродуктивных органов наиболее близок к роду *Lepidium*. Молекулярные исследования последних лет ставят под сомнение самостоятельность рода *Stroganowia*. На основе ДНК-анализа рода *Stroganowia* перенесены все его виды в род *Lepidium* (Al-Shehbaz et al., 2002).

В настоящее время род *Stroganowia* Kar et Kir. насчитывает 22 вида и по системе В. И. Дорофеева (2004) является представителем подтрибы *Lepidiinae* Prantl. трибы *Thlaspideae* DC.

Традиционно для систематики крестоцветных используют данные по морфологии семян (Murley, 1951; Berggren, 1981; Koul et al., 2000; Zeng et al., 2004, и др.) и строению семенной кожуры (Winton, 1902; Алявдина, 1926, 1931; Орехова, Лапинская, 1936; Černochorsky, 1947, 1950; Vaughan, 1956, 1959, 1970; Vaughan et al., 1971; Величкин, 1974; Суслова, 1977; Спасская, 1979; Stork, 1971; Stork et al., 1980; Недоспасова, 1984, 1986; Дорофееев, 1988; Родионова, 1992, и др.). Сведения о морфологии семян видов рода *Stroganowia* в литературе отсутствуют. Лишь в одной из работ (Vaughan et al., 1971) по анатомическому строению приведена схема семенной кожуры *S. paniculata* с краткими пояснениями. Морфология семян видов рода *Lepidium* исследована лучше (Алявдина, 1926, 1931; Černochorsky, 1947; Latowski, 1982; Родионова, 1992, и др.), при этом «Atlas of seeds» (Berggren, 1981) снабжен фотографиями с подробным описанием семян 10 видов этого рода. Анато-

мически лучше изучены широко распространенные или используемые в культуре виды *Lepidium* (Алявдина, 1926, 1931; Černochorsky, 1947; Vaughan et al., 1971; Werker, 1997, и др.), что особенно отражено в работе K. Latowski (1982), посвященной комплексному морфолого-анатомическому описанию 11 видов.

В задачи данной работы входило сравнительное морфолого-анатомическое исследование строения семян видов рода *Stroganowia* и близких к нему видов *Lepidium*.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили сухие зрелые семена, взятые с гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW).

Список исследованных образцов

Род *Stroganowia*: *S. affghana* (Boiss.) Pavlov: Badghis (Sim-koh), № 516, 19 V 1885, J. E. T. Aitchison (LE); *S. angustifolia* Botch. et Vved.: Узбекистан, Нуратинские горы, хр. Актау, сай Петыр, скалы, № 77, 14 VII 1972, Р. В. Камелин (LE); Узбекистан, северный макросклон хр. Нуратау, окр. кишлака Дарастан, каменистые склоны и скалы, № 270, 21 VI 1971, В. П. Бочанцев, Р. В. Камелин (LE); Узбекистан, северный макросклон хр. Нуратау, ущелье Гурдара в окр. кишлака Сарымсак, № 333, 23 VI 1971, В. П. Бочанцев, Р. В. Камелин (LE); *S. botschantzevii* A. Karpova: Западный Тянь-Шань, Чаткальский р-н, ущелье р. Чаткала, перевал Харгуш, каменистый склон, № 33, 5 VII 1927, Р. И. Аболин (LE); Узбекистан, Зап. Тянь-Шань, бассейн Чаткала-Акбулака, скалы в 7 км от устья Кашман-сая, шибляковая групп., среди арчевников, 14 VII 1973, Р. В. Камелин (LE); *S. brachyota* Kar. et Kir.: In collibus lapidosis Songoriae prope Ajagus sat frequens, № 1264, 27 V 1841, Karelin et Kirilov (LE); *S. bupleuroides* (Rech. f.) Botsch.: Закаспийская обл., Гаудан, 28 VII 1912, Н. Андросов (LE); In montibus p. Ashabad, № 817, 21 IX 1897, D. Litwinow (LE); *S. cardiophylla* Pavlov: Сыр-Дарьинский округ, степной склон близ перевала Дау-баба, № 431, 28 VIII 1934, Н. В. Павлов (MW); Западный Тянь-Шань, сай Испай, в кустарниках, 30 VIII 1928, Н. В. Павлов (LE); *S. intermedia* Kar. et Kir.: Семиреченская обл., Джаркентский уезд, горы Каратау, р. Куру-Кульдек-Сумбе, № 1963, VII 1910, А. И. Михельсон (LE); *S. kazachstanica* A. Karpova: Южный Казахстан, горы Дуона-Тау между Сеславино и Тюлькубасом, № 51, 9 VIII 1982, М. Г. Пименов, М. Г. Васильева, С. С. Даушкевич (MW); *S. leventii* V. I. Dorof.: Turkey, Erzurum prov., ad meridiem 42 km ab Koprukoy, in parte superiore valii Araks, declivum herbaceum, altitudo supra mare 1800 m, 39°44′ lat., 41°43′ long., № 1760, 23 VI 2003, V. I. Dorofeyev (LE); *S. paniculata* var. *paniculata*: Туркестан, Ферганская обл., Андижанский уезд, горы близ кишлака Кампыр-абад, № 498, 27 V 1916, Н. В. Андросов (LE); Узбекистан, Ширабадский р-н, восточные склоны Кугитанга у сел. Ва̂нзоб, на скалах и в расщелинах, крупными куртинами, 2000 м над ур. м., № 231, 15 VII 1931, Al. Jarmolenko (LE); *S. paniculata* var. *ferganica* A. Karpova: Киргизская ССР, северный склон Ферганского хребта, дорога Торкент-Карасу, перевал Кокбель, № 104, 3 VIII 1989, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков (MW); *S. persica* N. Busch: Persia borealis, prov. Tabris (Atropatania), in montibus Sher-Dara inter st. viae ferr. Sofian et Sejvan, 1430—1500 m, 18 VI 1924, A. Grossheim (LE); *S. puberula* Kitam.: Кафиристан восточной области, перевал Порун, южная часть склона (спуск), 20 X 1924, Д. Букинич (LE); *S. robusta* Pavlov: Зап. Тянь-Шань. Восточная часть гор Каратау, хр. Большой Актау, щебнистый склон близ ущелья р. Тамды, № 406, 18 VI 1936, Л. Чиликина (MW); горы Каратау, щебнистые вершины на перевале Букуйтау, № 397, 27 VI 1931, Н. В. Павлов (MW); *S. rubtzovii* Botsch.: Семипалатинская обл., Урджарский р-н, северо-восточное Прибалхашье, на супесчаных бурых почвах в ферулово-волоснецовой группировке, 5 VII 1956, Русяева (LE); *S. sagittata* Kar. et Kir.: Dorf. Koksu, 4000′—5000′, Ludabhang der Dschungarischa Alpen, 30 V 1879, A. Regel (LE); *S. saravschanica* Bulgakova: Зерафшанский хребет, западная оконечность, северо-западный склон выше кишлака Сырыколь на высоте около 1000 м над ур. м., окрестности перевала Тиля-Тикан, 13 VI 1980, Л. Л. Булгакова (TAK); *S. subalpina* (Kom.) Thell. ex Pavlov: Бухара, Каратегин, Ача-алма, на р. Сурхоб, 7500′, № 920, 1 VIII 1897, В. И. Липский (LE); Таджикистан, Каратегинский хребет, северный склон хр. Кабуд-крым, долина р. Комароу, кишлак Дашти-Хирсон, урочище Акташ, № 274, 3—5 VII 1988, М. Г. Пименов, М. Г. Васильева, Т. В. Лаврова (MW); *S. tianschanica* Botsch. et Vved.: Зап. Тянь-Шань, Майдантальский хр., низовья Чотан-сая, мелкощебнистые склоны, 24 VII 1940, В. Макарчук (TAK); *S. tolmaczovii* Junussov: Южный Таджикистан, западный макросклон хр. Кара-Тау, в анду-

зово-полынном кленовнике, № 391, 18 V 1960, Ю. А. Мечиславский, В. Н. Заведеев, С. Юнусов (LE); Южный Таджикистан, гребень хр. Кара-Тау в 4 км к северу от горы Ходжа-Мастон, № 675, 17 VI 1960, Ю. А. Мечиславский, В. Н. Заведеев (LE); Южный Таджикистан, западные склоны хр. Гардани-Ушти, вблизи кишлака Тюльки-булак, каменистый склон сая, № 443, 9 V 1948 (LE); *S. trautvetteri* Botsch.: Восточная Бетпак-Дала. Западное побережье оз. Балхаш, вблизи пос. Мын-Арал. По глинисто-солончаковой пустыне, 7 VI 1949, В. П. Голоскоков (LE); *S. litwinowii* Lipsky: Herbarium horti Petropilitani, Persia, Relig. Fisiker (LE); Копет-даг, Хейрабад-Чаек, зона каменисто-полынной степи, № 290, 17 VI 1924, Е. Г. Черняковская (LE).

Род *Lepidium*: *L. africanum* DC.: On the fields near the Zwartkop River, district of Vitenhage, № 403, 5 IV 1905, A. Thellung (LE); *L. armoracium* Fisch. et C. A. Mey.; flora Abyssiniae septentrionalis, environo de Jaganeiti 2200 m ginars, № 793, 21 IV 1982, G. Schweinfurth et D. Riva (LE); *L. integrifolium* Nutt. ex Torr. et Gray: Southern Utah, Northern Arisona, № 37, 1877, D. E. Palmer (LE); *L. meyeri* Claus: Уральская губерния, Джамбейтинский уезд, между реками Контранкаты и Караканты, мел, 18 VII 1927, Ю. Р. Рожевин, Н. Г. Жежель (LE); *L. songaricum* Schrenk: Казахская ССР, Центрально-Казахский мелкосопочник, Карагандинская обл., в 30 км к ЗСЗ от ст. Б. Джукизган, по дороге на пос. Карсакнай, бояличник, № 7, 12 VI 1968, З. В. Карамышева, Ю. А. Власов, Е. И. Рачковская (LE); *L. obtusum* Basiner: Вахан-Ишкашимский р-н, в посевах у кишлака Шишхарь на Пяндже, № 1630, 4 VIII 1935, П. Н. Овчинников, К. С. Афанасьев (LE); *L. cordatum* Willd. ex DC.: Западный Алай, левобережье р. Кызыл-су, урочище Каман, сорное в посеве ячменя, № 1047, 6 IX 1933, И. Тащенко (LE); *L. crassifolium* Waldst. et Kit.: Семиреченская обл., Пишпекский уезд, правый берег р. Чу, вблизи урочища Таш-Ункуль, на солончаках, № 1063, 20 V 1960, М. Советкина, С. Чаусова (LE); *L. ferganense* Korsh.: Узбекистан, Кураминский хребет, спуск с перевала Камчик в Ферганскую долину, каменистые склоны, № 593, 28 VI 1959, В. П. Бочанцев (LE); *L. graminifolium* L.: Dardanelles ad versuras, № 566, 9 VIII 1883, P. Ascherson (LE); *L. latifolium* L.: Samarkand, Ponichakend, Sarafichan, № 135, Al. Sunge (LE); *L. montanum* Nutt. ex Torr. et Gray: Black Lake, Mono County (near Benton), elev. 6400 ft., frequent in brush at upper adge of meadows surrounding alkaline lakes, and apparently limited to such habitat here flowers white vigorus plants two feet high or more, № 3347, 17 VII 1932, V. Duran (LE); *L. persicum* Boiss.: Kuhikakaghan, Mazenderan, 10 000 ft., on dry slope; 3 ft. high flr., white pod flattened, № 16433, 19 VII 1940, W. Koels (LE); *L. tiehmii* (Rollins) Al-Shehbaz: Nevada, Lyon Country, Virginia Range, southeast of Talapoosa, T19N, R24E, sec. 34, elev. 5900 ft., № 5783, 1 VI 1980, A. Tiehm, M. Williams, F. Almeda (LE).

Макроморфологию семян (форму и размеры) исследовали с помощью бинокулярной лупы МБС-2 и сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). Размеры определяли у 10—15 семян каждого вида. Выделяли первичную и вторичную скульптуру поверхности семян. Первичная скульптура включает в себя морфологию эпидермальных клеток (их размеры, форму, степень выпуклости и толщину антиклинальных клеточных стенок), вторичная — микрорельеф поверхности — складчатость, ребристость и т. д..

Для исследования анатомического строения семенной кожуры брали 8—10 зрелых семян из разных стручочков с 2—3 гербарных листов. Характерной особенностью видов *Stroganowia* является увеличенное количество рядов семенной кожуры в области зародышевого корешка (или в районе микропиле). Поэтому для правильной интерпретации полученных данных мы изучали семенную кожуру в средней части семени. Исследование проводили с помощью светового (СМ) и трансмиссионного электронного микроскопов (ТЭМ). Семена фиксировали по общепринятой методике (Быкова, Яковлева, 1991; Яковлева, Кравцова, 1999; Яковлева и др., 2002). Для лучшего проникновения фиксатора семена прокалывали и выдерживали несколько суток в 3%-м растворе формглутара. Постфиксацию проводили 2%-м раствором осмия в течение ночи. Материал обезвоживали в серии растворов ацетона возрастающей концентрации (от 30 до 100 %). Для заливки использовали смесь эпона и аралдита. Полутонкие поперечные срезы семенной кожуры (толщиной 1 мкм) получали с помощью ультрамикротома Reichert и окрашивали их 1%-м раствором толуидинового синего на боратном буфере. Полутонкие срезы рассматривали под световым микроскопом фирмы Carl Zeiss Photomicroscope III. Фотографии препаратов сделаны с помощью цифровой фотокамеры Casio QV-2300UX. Ультратонкие срезы получали с помощью ультрамикротома Ultracut E (Reichert-Jung) и

фотографировали с помощью ТЭМ Tesla BS-500. При описании поперечных срезов семенной кожуры применяли терминологию, приведенную в 4-м томе сводки «Сравнительная анатомия семян» (1992).

Результаты исследования

Характеристика семян видов рода *Stroganowia*. Размер семян у изученных видов *Stroganowia* колеблется от 1.5 до 7 мм в дл. и от 1.5 до 4 мм в шир. Форма семян эллиптическая (*S. intermedia, S. kazachstanica*, *S. persica*, *S. subalpina*), яйцевидная (*S. brachyota*, *S. bupleuroides*, *S. rubtzovii*, *S. saravschanica*, *S. trautvetteri*), продолговатая (*S. angustifolia*, *S. longifolia*, *S. minor*, *S. botschantzevii*, *S. puberula*, *S. robusta*, *S. sagittata*, *S. tianschanica*), реже округло-шаровидная (*S. leventii* var. *leventii*, *S. paniculata*, *S. tolmaczovii*) и яйцевидно-продолговатая (*S. affghana*, *S. cardiophylla*) (табл. I, *1—5*).

Семена при попадании на них воды у одних видов «ослизняются» (*S. affghana*, *S. angustifolia*, *S. brachyota*, *S. kazachstanica*, *S. leventii* var. *leventii*, *S. paniculata*, *S. robusta*, *S. saravschanica*, *S. tolmaczovii*), у других видов этого не происходит (*S. bupleuroides*, *S. cardiophylla*, *S. intermedia*, *S. minor*, *S. persica*, *S. puberula*, *S. rubtzovii*, *S. sagittata*, *S. subalpina*, *S. tianschanica*, *S. trautvetteri*). Окраска семян светло- или темно-коричневая, реже палевая.

Первичная скульптура поверхности семян у исследованных видов *Stroganowia* двух типов — сетчатая и плитчатая (табл. I, *6—12*). Сетчатая скульптура семян характерна для большинства исследованных видов и создается за счет округлых или округло-овальных клеток эпидермы, вытянутых преимущественно параллельно продольной оси семени. По размерам ячеек мы выделили крупносетчатую скульптуру (ячейки сетки превышают 100 мкм — *S. brachyota*, *S. leventii*, *S. robusta*, *S. trautvetteri*; табл. I, *6*, *7*), среднесетчатую (ячейки составляют 70—100 мкм — *S. angustifolia*, *S. intermedia*, *S. botschantzevii*, *S. puberula*, *S. rubtzovii*, *S. tolmaczovii*, *S. subalpina*; табл. I, *8*) и мелкосетчатую (ячейки менее 70 мкм — *S. affghana*, *S. bupleuroides*, *S. kazachstanica*, *S. paniculata*, *S. persica*; табл. I, *9*). Среди видов с сетчатой скульптурой выделяются виды с гладкой поверхностью, реже бугорчатой (*S. leventii* — табл. I, *7*). Плитчатая скульптура характерна только для 2 видов — *S. cardiophylla* и *S. sagittata* (табл. I, *10*). Клетки эпидермы большей частью прямоугольные, вытянутые вдоль продольной оси семени, косо вверх направленные, 65—100 мкм дл. и 20—40 мкм шир. Границы между клетками четкие. Как и при сетчатой скульптуре, антиклинальные стенки клеток не выдаются, вследствие чего наружные периклинальные стенки выпуклые. У *S. bupleuroides*, *S. kazachstanica*, *S. botschantzevii*, *S. subalpina* встречаются семена как с сетчатой, так и с плитчатой скульптурой (табл. I, *11*, *12*).

Вторичная скульптура поверхности клеточных стенок морщинистая, выраженная не одинаково у разных видов (табл. I, *6—12*).

Семенная кожура у исследованных видов *Stroganowia* состоит из тесты и тегмена (рис. 1). Теста состоит из 3 слоев. Экзотеста однорядная и у большинства видов представлена слизесодержащими клетками (табл. II, *1*, *2*, *5*, *6*), реже клетками без слизи (*S. cardiophylla*, *S. kazachstanica*, *S. puberula*, *S. sagittata*, *S. tianschanica*) (табл. II, *7*). Экзотеста у одних видов составляет менее половины общей толщины семенной кожуры, а у других видов более 2/3 (*S. brachyota*, *S. intermedia*, *S. paniculata* var. *ferganica*, *S. robusta*, *S. tolmaczovii*, *S. trautvetteri*). Слизепроизводящие клетки имеют овальную или округлую форму и вытянуты в основном в радиальном

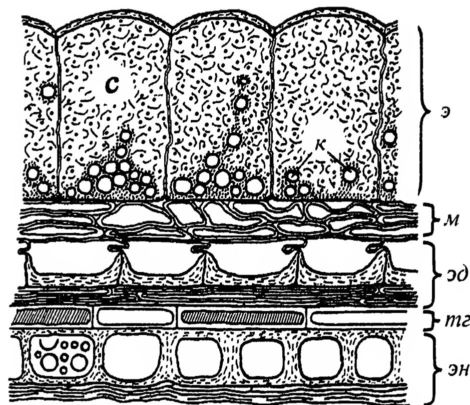


Рис. 1. Обобщенная схема строения семенной кожуры видов рода *Stroganowia*.

к — крахмальное зерно, *м* — мезотеста, *с* — слизь, *тг* — тегмен, *э* — экзотеста, *эд* — эндотеста, *эн* — эндосперм.

направлении (табл. II, *1*, *2*, *5*, *6*). Клетки без слизи (*S. puberula*, *S. kazachstanica*, *S. cardiophylla*, *S. sagittata*, *S. tianschanica*) или с незначительным количеством слизи (*S. subalpina*) вытянуты в тангентальном направлении (табл. II, *7*). Наружные оболочки у большинства видов более или менее утолщенные. Антиклинальные стенки тонкие, в большинстве случаев извилистые. Подавляющее большинство изученных видов *Stroganowia* характеризуется наличием в клетках экзотесты и слизи, и крахмала (табл. II, *2*, *5*, *6*). В клетках экзотесты у одних видов (*S. affghana*, *S. bupleuroides*, *S. puberula*, *S. rubtzovii*) присутствует только слизь (табл. II, *1*), у других видов только крахмал — в больших количествах (*S. sagittata*) или единично (*S. cardiophylla*, *S. kazachstanica*, *S. tianschanica*) (табл. II, *7*). Максимальное количество крахмала содержится в клетках, расположенных в районе зародышевого корешка (табл. II, *6*). В слизесодержащих клетках большинства видов цитоплазма с пластидами, заполненными крахмальными зернами (табл. II, *2*, *3*, *6*), образует столбчатую структуру в центре клетки и не отделена от слизи клеточной оболочкой. Однако у *S. affghana*, *S. angustifolia*, *S. brachyota*, *S. leventii*, *S. litwinowii*, *S. paniculata*, *S. robusta* столбики цитоплазмы отделены от слизи дополнительной клеточной оболочкой. У *S. bupleuroides*, *S. subalpina*, *S. saravschanica* столбики в слизесодержащих клетках отсутствуют, а клеточное содержимое находится у внутренней тангентальной клеточной стенки (табл. II, *1*).

Мезотеста состоит из 1—8 рядов более или менее сжатых паренхимных клеток. У 5 видов (*S. botschantzevii*, *S. sagittata*, *S. saravschanica*, *S. subalpina*, *S. tianschanica*) в мезотесте содержатся крахмальные зерна, но у *S. tolmaczovii*, *S. botschantzevii* и *S. saravschanica* они более мелкого размера, чем в экзотесте (табл. II, *4*).

Эндотеста представлена тангентально вытянутыми клетками от 0.8—2.6 мкм (*S. bupleuroides*) до 1.9—7.5 мкм дл. (*S. brachyota*). Для большинства видов характерны утолщения радиальных и внутренних тангентальных клеточных стенок (рис. 2, *1*). У 6 видов (*S. affghana*, *S. angustifolia*, *S. kazachstanica*, *S. botschantzevii*, *S. puberula*, *S. tolmaczovii*) незначительно утолщены и наружные тангентальные клеточные стенки (рис. 2, *2*). Радиальные стенки утолщены не полностью; утолщения имеют клиновидную форму и простираются от внутренних тангентальных стенок в сторону наружных. Высота утолщенной части радиальной клеточной стенки у большинства исследованных видов *Stroganowia* в среднем варьирует от 0.5 до 1.5 мкм и только у *S. persica* она достигает 3 мкм. У *S. tolmaczovii*, *S. botschantzevii*,

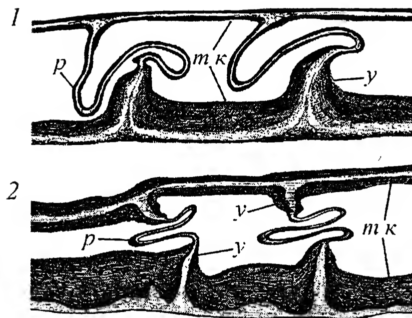


Рис. 2. Строение эндотесты у *Stroganowia puberula* (*1*) и *S. botschantzevii* (*2*).

р — радиальная клеточная стенка, *т к* — тангентальная клеточная стенка, *у* — утолщенная часть радиальной клеточной стенки.

S. puberula радиальные стенки утолщены на половину высоты, а со стороны наружной — на 1/7 (табл. II, *8—10*). Эндотеста у большинства видов хорошо видна в СМ и лишь у *S. kazachstanica* она различима только с помощью ТЭМ. При исследовании в ТЭМ видов *Stroganowia* установлено, что утолщенные части радиальных клеточных стенок эндотесты имеют гладкие или слегка волнистые края (рис. 2; табл. II, *8—10*). С помощью ТЭМ видно, что неутолщенные части радиальных клеточных стенок в зрелом семени у большинства видов сильно смяты, а в СМ они выглядят полностью утолщенными (*S. affghana*, *S. kazachstanica*, *S. puberula*).

В тегмене выделяются 3 слоя. Экзотегмен и мезотегмен, как правило, сильно облитерированы. У *S. brachyota*, *S. kazachstanica*, *S. paniculata* var. *paniculata* они под СМ не просматриваются. Эндотегмен состоит из 1 ряда пигментных клеток. У *S. kazachstanica* высота клеток эндотегмена почти в 2 раза больше, чем у остальных видов (табл. II, *7*).

Характеристика семян видов *Lepidium*. Семена изученных видов *Lepidium* светло-коричневые, мелкие (1.5—3 мм дл., 1—2 мм шир.), продолговатые (*L. africanum*, *L. ferganense*, *L. meyeri*, *L. persicum*) или эллиптические (*L. armoracium*, *L. cordatum*, *L. crassifolium*, *L. graminifolium*, *L. integrifolium*, *L. montanum*, *L. obtusum*, *L. songaricum*) (табл. III, *1—3*). Поверхность семян образована изодиаметрическими или вытянутыми вдоль главной оси семени клетками (от 10 до 37 мкм дл. и от 30 до 65 мкм шир.). Границы между клетками либо четкие (*L. armoracium*, *L. montanum*, *L. obtusum*), с тонкими, реже утолщенными до 1—2 мкм (*L. obtusum*) антиклинальными клеточными стенками, либо нечеткие (*L. graminifolium*, *L. meyeri*, *L. crassifolium*, *L. cordatum*, *L. integrifolium*). Первичная скульптура семян *Lepidium* в основном сетчатая и только у *L. ferganense* плитчатая (табл. III, *4—7*). Среди видов с сетчатой скульптурой преобладают виды с бугорчатой поверхностью (табл. III, *4*, *5*), реже с гладкой (*L. meyeri*, *L. africanum*, *L. persicum*) или ямчато-выямчатой (*L. songaricum*) (табл. III, *6*). Вторичная скульптура у всех исследованных видов морщинистая.

Семенная кожура у видов рода *Lepidium* относительно тонкая (от 3.5 до 11.3 мкм). Экзотеста, как видно на поперечных срезах, однорядная и представлена слизепроизводящими клетками. Клетки округлой или овальной формы и вытянуты в основном в радиальном направлении (табл. III, *9*), реже в тангентальном (*L. africanum*, *L. songaricum*) (табл. III, *8*). Наружные клеточные стенки относительно тонкие, у некоторых видов (*L. crassifolium*, *L. graminifolium*, *L. persicum*, *L. songaricum*) они разрываются во время фиксации материала. Антиклинальные стенки слизепро-

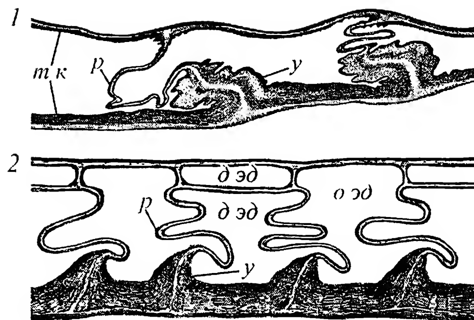


Рис. 3. Строение эндотесты у *Lepidium integrifolium* (*1*) и *L. meyeri* (*2*).
д эд — двурядная эндотеста, *о эд* — однорядная эндотеста. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

изводящих клеток тонкие, в большинстве случаев извилистые (табл. III, *9*). В экзотесте 2 видов (*L. graminifolium*, *L. songaricum*) наряду со слизью в клетках содержатся крахмальные зерна, которые сосредоточены у внутренней тангентальной клеточной стенки. Столбики практически отсутствуют.

Мезотеста в световой микроскоп у исследованных видов не различима. По данным ТЭМ, она образована 1 рядом облитерированных клеток (*L. graminifolium*, *L. integrifolium*, *L. meyeri*) (табл. IV, *2*, *3*). У *L. africanum* мезотеста отсутствует.

Эндотеста представлена тангентально вытянутыми клетками (ширина от 0.9 до 5 мкм). По данным ТЭМ установлено, что у *L. africanum*, *L. integrifolium* она образована 1 рядом клеток (рис. 3, *1*), у *L. graminifolium* — 1—2 рядами (табл. IV, *1*), а у *L. meyeri* происходит четкое чередование 1 и 2 рядов клеток (рис. 3, *2*; табл. IV, *2*, *3*). Внутренние тангентальные и радиальные стенки клеток эндотесты утолщены. Утолщения радиальных стенок клиновидной формы и поднимаются от внутренней тангентальной стенки в сторону наружной на высоту от 0.4 до 1.3 мкм, у *L. africanum* их высота достигает 1.8 мкм. Края утолщений радиальных стенок эндотесты фестончатые (рис. 3, *1*; табл. IV, *1*). В клетках эндотесты *L. africanum* содержатся крахмальные зерна (табл. III, *8*), у остальных видов они отсутствуют.

Экзотегмен и мезотегмен в световой микроскоп у большинства исследованных видов практически не различимы. По данным ТЭМ они образованы 1—2 (*L. integrifolium*, *L. graminifolium*) или 4—5 рядами сильно сжатых клеток (*L. africanum*, *L. meyeri*). Эндотегмен представлен пигментным слоем.

Обсуждение

Полученные нами данные о строении семенной кожуры видов родов *Stroganowia* и *Lepidium* в целом согласуются с литературными (Алявдина, 1926, 1931; Černochorsky, 1947; Vaughan et al., 1971; Latowski, 1982, и др.). Наши данные по видам *Stroganowia* показывают, что J. G. Vaughan с соавт. (1971) работали с мелкоплодной формой *S. paniculata* (*S. paniculata* var. *paniculata*). Для видов *Lepidium* (как изученных нами, так и приведенных в литературе) постоянной остается структура клеток эндотесты (четко выраженные, довольно высокие утолщения радиальных стенок) и экзотесты (округло-овальная форма клеток, наличие в них слизи и тонкие наружные клеточные стенки). Расхождение полученных нами данных с литературными относится к описанию мезотесты. Как следует из литературы (Černochorsky,

1947; Vaughan et al., 1971; Latowski, 1982), мезотеста может быть однорядной (*L. apetalum*, *L. latifolium* subsp. *amplexicaule*), многорядной (*L. campestre*, *L. cartilagineum*, *L. draba*, *L. sativum*, *L. perfoliatum*) или вообще отсутствовать (*L. densiflorum*, *L. graminifolium*, *L. ruderale*, *L. virginicum*). По данным Latowski (1982), у *L. graminifolium* мезотеста отсутствует, а по нашим (с применением ТЭМ), она представлена 1 рядом сильно облитерированных клеток. В некоторых случаях мезотеста может отсутствовать, как например у *L. africanum*. Делать вывод об отсутствии мезотесты, по нашему мнению, можно только по результатам электронной микроскопии или изучать генезис семенной кожуры.

При анализе анатомического строения семенной кожуры видов *Stroganowia* и *Lepidium* мы столкнулись с трудностями в описании клеток экзотесты и эндотесты. В клетках обоих слоев встречаются структуры, которые в литературе называются термином «столбики» (например, Родионова, 1992). В экзотесте столбиками называют структуры, образованные остатками цитоплазмы, окруженными дополнительной клеточной оболочкой (Родионова, 1992; Яковлева, 1997; Western et al., 2000, 2004). У всех изученных видов *Stroganowia*, за исключением *S. bupleuroides* и *S. saravschanica*, столбики в экзотесте имеются. Слизь в экзотесте встречается у многих представителей покрытосеменных растений (Grubert, 1981). Однако только у представителей крестоцветных в этом типе клеток происходит образование столбчатых структур. В отличие от большинства видов, у которых слизь откладывается в направлении от наружных клеточных стенок ко внутренним (Светлова, Яковлева, 2006), у крестоцветных отложение слизи начинается от радиальных стенок и идет по направлению к центру клетки (Western et al., 2000, 2004). В дальнейшем практически во всех случаях после окончания секреции слизи остатки цитоплазмы окружаются дополнительной клеточной оболочкой (Светлова, Яковлева, 2006; Western et al., 2000, 2004).

В эндотесте столбиками называют утолщения радиальных клеточных стенок (Алявдина, 1931; Родионова, 1992). Эти структуры называют также «U-образными утолщениями» (Corner, 1976) или «плотными выпуклостями» («thickening bulging») (Vaughan et al., 1971). Из-за отсутствия единого термина для обозначения этих утолщений данный слой называют столбчатым, палисадным, кружечным или механическим (Алявдина, 1931; Vaughan et al., 1971; Cutter, 1978; Родионова, 1992). Термин «столбики» был применен при описании родов *Brassica*, *Sinapis*, у видов которых имеются сильно развитые утолщения радиальных стенок. У видов же *Stroganowia* утолщения развиваются только на 1/3 длины радиальной стенки, остальная неутолщенная часть сминается при созревании семени, и создается впечатление, что клеточная стенка целиком утолщена. Поэтому для видов *Stroganowia* следует говорить об утолщениях радиальных клеточных стенок и термин «столбики» в данном случае неприемлем. Для систематики *Stroganowia*, по нашим наблюдениям, важным признаком является очертание краев утолщенных частей радиальных клеточных стенок (у видов *Stroganowia* они в основном гладкие, у *Lepidium* — фестончатые).

Заключение

Сравнительное исследование семян *Stroganowia* и *Lepidium* выявило ряд различий в их строении. Семена *Stroganowia* более крупные, с гладкой, а не бугорчатой поверхностью, как у видов *Lepidium*. В семенной кожуре *Stroganowia* одинаково сильно развиты экзотеста и эндотеста (семена экзо-эндотестальные); в семенах *Le-*

pidium преобладает эндотеста (семена эндотестальные). Семенная кожура *Stroganowia* образована бо́льшим числом слоев клеток по сравнению с видами *Lepidium*. В ней четко выделяются экзо-, мезо- и эндотеста, экзо-, мезо- и эндотегмен. У видов же *Lepidium* мезотеста и верхние слои тегмена редуцированы или очень слабо развиты.

В ходе проведенного исследования мы пришли к выводу, что основные различия между родами *Stroganowia* и *Lepidium* касаются строения эндотесты. В литературе также отмечается (Родионова, 1992), что строение клеток эндотесты является основным родовым признаком в сем. *Cruciferae*. У *Stroganowia* эндотеста однорядная, с гладкими очертаниями краев утолщенных частей радиальных стенок (рис. 2, *1*, *2*), у *Lepidium* — часто двурядная (рис. 3, *2*), с фестончатыми очертаниями (рис. 3, *1*). Некоторые различия между родами выявлены и в экзотесте. У видов *Stroganowia* в клетках экзотесты (как слизесодержащих, так и в клетках без слизи) происходит накопление крахмала, в то время как у видов *Lepidium* крахмал в экзотесте практически отсутствует (иногда содержится в эндотесте). По этому признаку также можно различать виды *Stroganowia* и *Lepidium*.

В то же время мы выявили признаки, имеющие значение для систематики видов рода *Stroganowia*. К ним относятся: наличие слизи в клетках экзотесты, форма и размеры клеток, а также характер утолщения наружных стенок и степень выраженности мезотесты и тегмена.

Результаты исследования строения семенной кожуры у 20 видов рода *Stroganowia* не подтвердили существующего в литературе деления на секции (Павлов, 1939; Бочанцев, 1984). Связано это с тем, что за основу построения надвидовой структуры рода *Stroganowia* использовали только морфологические признаки без учета анатомического строения. В результате такого подхода в одной секции оказались виды со слизью в экзотесте и без слизи, что, вероятно, свидетельствует о различной направленности эволюционных процессов в данных группах видов.

Проведенные исследования показали существенные отличия *S. litwinowii* Lipsky и *S. tiehmii* Rollins от всех видов рода *Stroganowia* (табл. IV, *4—9*). Это выражается в формировании двурядной эндотесты (у *S. litwinowii* она дополнительно характеризуется фестончатыми очертаниями утолщенных частей радиальных оболочек). Кроме того, *S. litwinowii* отличается штриховатой вторичной скульптурой поверхности семян (табл. IV, *4*) и наличием каналов в наружных периклинальных стенках экзотесты (табл. IV, *5*), а *S. tiehmii* — наличием в утолщениях радиальных стенок эндотесты пор, а в мезотесте — утолщений клеточных стенок в районе плазмодесменных полей (табл. IV, *9*). Для уточнения таксономического положения данных видов в системе сем. *Cruciferae* необходимо провести дополнительные исследования.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность Р. В. Камелину и И. А. Корчагиной за ценные консультации при проведении исследований, Л. А. Карцевой за помощь в работе со сканирующим электронным микроскопом, Т. А. Станкевич при работе с иллюстративным материалом, коллективу палинологов за предоставление возможности использования микроскопической техники.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-01091).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алявдина А. А. Теоретическое и практическое значение анатомии плодов и семян в сем. *Cruciferae* // Дневник Всес. съезда ботаников. М., 1926. С. 26.

Алявдина А. А. Значение анатомии плодов и семян для систематики крестоцветных // Журн. русск. бот. о-ва. 1931. Т. 6. № 1. С. 65—100.

Бочанцев В. П. Род *Stroganowia* Kar. et Kir. (*Cruciferae*) // Новости систематики высших растений. Л., 1984. Т. 21. С. 72—81.

Быкова О. П., Яковлева О. В. Слизевые клетки листа некоторых представителей рода *Alcea* L. // Раст. ресурсы. 1991. Т. 27. Вып. 2. С. 82—90.

Величкин Э. М. Род *Smelowskia* С. А. Mey. (*Cruciferae* Juss.). Критический обзор, генетические связи: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1974. 21 с.

Дорофеев В. И. Род *Erysimum* L. (*Brassicaceae*) европейской части СССР и Кавказа: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 295 с.

Дорофеев В. И. Система семейства *Cruciferae* B. Juss. (*Brassicaceae* Burnett) // Turczaninowia. Барнаул, 2004. Т. 7. Вып. № 3. С. 43—52.

Камелин Р. В. Крестоцветные (Краткий обзор системы). Барнаул, 2002. 51 с.

Недоспасова Н. В. Роды *Dichasianthus* и *Torularia* (*Brassicaceae*) и их отношение друг к другу // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 4. С. 517—521.

Недоспасова Н. В. Анатомо-морфологическая характеристика критических высокогорных родов семейства Крестоцветных (*Cruciferae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 16 с.

Орехова Т. А., Лапинская С. М. Морфолого-анатомические отличия семян разновидностей семенных растений // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Л., 1936. Сер. 4. № 1. С. 65—76.

Павлов Н. В. Краткий обзор рода *Stroganowia* Kar. et Kir. // Бот. журн. 1933. Т. 18. № 5. С. 362—369.

Павлов Н. В. Род 663. Строгановия — *Stroganowia* Kar. et Kir. // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 8. С. 524—541.

Родионова Г. Б. Сем. *Brassicaceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. СПб., 1992. Т. 4. С. 191—202.

Светлова А. А., Яковлева О. В. Сравнительная анатомия семенной кожуры видов некоторых секций рода *Linum* (*Linaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 12. С. 1868—1875.

Спасская Н. А. Критический обзор видов рода *Cardamine* L. (*Cruciferae* Juss.) европейской части СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1979. 26 с.

Сравнительная анатомия семян. Т. 4. Двудольные. СПб., 1992. 447 с.

Суслова Т. В. Род *Christolea* Camb. (*Cruciferae* Juss.). Его состав и генетические связи: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1977. 26 с.

Яковлева О. В. Слизевые клетки репродуктивных органов двудольных растений // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. 2—6 июня 1997 г. СПб., 1997. С. 150—151.

Яковлева О. В., Коробков А. А., Бойко Э. В. Строение слизесодержащих клеток в перикарпии семянок некоторых видов *Artemisia* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 1—9.

Яковлева О. В., Кравцова Т. И. Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 33—41.

Al-Shehbaz A., Mummenhoff K., Appel O. Cardaria, *Coronopus* and *Stroganowia* are united with *Lepidium* (*Brassicaceae*) // Novon. 2002. Vol. 12. N 1. P. 5—11.

Berggren G. Cruciferae // Atlas of seeds and small fruits of Northwest-European plant species with morphological descriptions. Stockholm, 1981. Pt. 3. *Salicaceae—Cruciferae*. P. 108—145.

Černochorsky Z. Graines des *Cruciferae* de Boheme // Opera Bot. Cechica. Prague, 1947. Vol. 5. P. 7—92.

Černochorsky Z. Anatomie des graines especes tcheques du genre *Thlaspi* L. // Bull. Inter. Cl. Sci Math. Nat. Med. Acad. Tcheque Sci. 1950. Vol. 47. P. 5—10.

Corner E. J. H. The seeds of dicotyledons. Cambridge, 1976. Vol. 1, 2. 311 p., 552 p.

Cutter E. G. Plant anatomy: experiment and interpretation. London, 1978. Pt. 2. 343 p.

Grubert M. Mucilage or gum in seeds and fruits of angiosperms (a review). München, 1981. 397 S.

Koul K. K., Ranjna N., Rajna S. N. Seed coat microsculpturing in *Brassica* and allied genera (subtribes *Brassicinae*, *Raphaninae*, *Moricandiinae*) // Ann. Bot. 2000. Vol. 93. P. 385—397.

Latowski K. Taksonomiczne stadium karpologiczne eurazjatyckich gatunkow rodzaju *Lepidium* L. Poznan, 1982. 105 p.

Murley M. R. Seeds of the *Cruciferae* of North Easten America // Amer. Middle Naturlichen. 1951. Vol. 46. P. 1—81.

Stork A. L. Seed characters in European taxa of *Malcolmia* R. Br. (*Cruciferae*) // Svensk. Bot. Tidskr. 1971. Vol. 65. N 3. P. 283—292.

Stork A. L., Snogerup S., Wuest J. Seed characters in *Brassica* section *Brassica* and same related groups // Candollea. 1980. Vol. 35. N 2. P. 421—450.

Vaughan J. G. The seed coat structure of *Brassica integrifolia* (West) O. E. Schulz var. *carinata* R. Br. // Phytomorphology. 1956. Vol. 6. N 3—4. P. 363—367.

Vaughan J. G. The testa of some *Brassica* seeds of orientale origin // Phytomorphology. 1959. Vol. 9. N 2. P. 107—110.

Vaughan J. G. Seed anatomy and feed microscopy // Bot. J. Linn. Soc. 1970. Vol. 63. P. 35—43.

Vaughan J. G., Whitehouse F. L. S., Whitehouse J. M. Seed structure and taxonomy of the *Cruciferae* // Bot. J. Linn. Soc. London. 1971. Vol. 64. N 4. P. 383—409.

Winton A. L. Anatomy of oil seeds among *Cruciferae* // Anatomy of weed seed. 1902. P. 174—293.

Werker E. Seed anatomy. Berlin; Stuttgart, 1997. 424 p.

Western T. L., Skinner D. J., Haughn G. W. Differentiation of mucilage secretory cells of the *Arabidopsis* seed coat // Plant physiol. 2000. Vol. 122. N 2. P. 345—355.

Western T. L., Young D. S., Dean G. H. et al. MUCILAGE-MODIFIED4 encodes a putative pectin biosynthetic enzyme developmentally regulated by APETALA2, TRANSPARENT TESTA GLABRA1, and GLABRA2 in the *Arabidopsis* seed coat // Plant physiol. 2004. Vol. 134. P. 296—306.

Zeng C.-L., Wang J.-B., Liu A.-H., Wu X.-M. Seed coat microsculpturing changes during seed development in diploid and amphidiploid *Brassica* species // Ann. Bot. 2004. Vol. 93. P. 555—566.

SUMMARY

Seed morphology and anatomy of 21 species *Stroganowia* and 9 closely related to them *Lepidium* species was studied with light, scanning and transmission electron microscopes. Two types of primary and one type of secondary seed surface sculpture were distinguished within *Stroganowia* genus. *Stroganowia* seeds are exo-endotestal, endotegmenal. *Stroganowia* species are divided into two groups due to slime containing in exotesta cells. The main differences between the species were found in the structure of exotesta and endotesta. Seeds of studied *Lepidium* species are endotestal, endotegmenal. Seed coat of *Stroganowia* and *Lepidium* genera differs mainly in endotesta structure. The species *S. litwinowii* Lipsky was excluded from the genus *Stroganowia* according to peculiarities of its testa structure.

УДК 581.82 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 12

© А. Е. Васильев, О. В. Костина

УЛЬТРАСТРУКТУРА РАФИДОНОСНЫХ ИДИОБЛАСТОВ *DENDROCNIDE MOROIDES* (*URTICACEAE*) И *IMPATIENS PARVIFLORA* (*BALSAMINACEAE*)

A. E. VASSILYEV, O. V. KOSTINA. THE ULTRASTRUCTURE OF RAPHIDE IDIOBLASTS IN *DENDROCNIDE MOROIDES* (*URTICACEAE*) AND *IMPATIENS PARVIFLORA* (*BALSAMINACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vassilyev@list.ru
Поступила 09.07.2009

Исследована структура растущих и закончивших рост идиобластов с рафидами оксалата кальция в листьях *Dendrocnide moroides* и внецветковых нектарниках *Impatiens parviflora*. Рано образующаяся центральная вакуоль идиобластов содержит ограниченные мембраной мелкие пузырьки со слегка осмиофильным веществом, а также разного размера прозрачные пузырьки. Камеры кристаллизации рафид закладываются в осмиофильных пузырьках, мембрана которых реорганизуется таким образом, что превращается в мембрану кристаллизационных камер. Рост камер происходит путем слияния с ней пузырьков, отчленяемых тонопластом. Описаны ультраструктурные особенности идиобластов. У обоих видов в период роста они содержат редкие и мелкие бескрахмальные редуцированные лейкопласты, тогда как для смежных клеток мезофилла характерны крупные, с хорошо развитой тилакоидной системой хлоропласты. Пероксисомы встречаются очень редко. Эндоплазматический ретику-

лум развит значительно сильнее, чем в смежных клетках. У *I. parviflora* аппарат Гольджи находится в состоянии гиперсекреции и, очевидно, обеспечивает образование характерной для этого вида интравакуолярной слизи, в которую погружены рафиды. В зрелых листьях *D. moroides* рафидоносные идиобласты мертвы.

Ключевые слова: рафидоносные идиобласты, рафиды оксалата кальция, вакуолярные включения, ультраструктура.

В предыдущем сообщении (Васильев, 2009) было приведено сравнительное описание ультраструктуры друзоносных идиобластов растущих и стареющих листьев 2 видов растений. Настоящая статья посвящена ультраструктуре рафидоносных идиобластов, образующихся у 2 других видов. Рафиды — игловидные обычно одинакового и небольшого (несколько микрометров и менее в диаметре) размера кристаллы оксалата кальция. В идиобласте они располагаются близко и параллельно друг другу в центральной вакуоли в числе (в зависимости от вида растения) от нескольких десятков до нескольких тысяч.

Материал и методика

Исследовались рафидоносные идиобласты листьев *Dendrocnide moroides* и экстрафлоральных нектарников *Impatiens parviflora*. Материалом служили растения из парка Ботанического института им. В. Л. Комарова БИН РАН (С.-Петербург). Фрагменты листьев разного возраста из средней части листовой пластинки *D. moroides* и целые нектарники, располагающиеся на черешке у основания пластинки листа *I. parviflora*, фиксировали последовательно 3%-м раствором глутаральдегида при комнатной температуре и 2%-м раствором тетраоксида осмия в холодильнике. После обезвоживания материал заключали в эпоксидную смолу. Ультратонкие поперечные срезы кристаллоносных клеток, полученные с помощью ультратома Ultracut, изучали и фотографировали в электронном микроскопе Hitachi-600.

Результаты и обсуждение

У *D. moroides* рафидоносные идиобласты встречаются в центральном слое характерного для листа 3-слойного мезофилла вне связи с жилками, располагаются поодиночке. У *I. parviflora* идиобласты, удлиненные вдоль оси нектарника, имеющего цилиндрическую форму, располагаются по спирали в один ряд обычно попарно один над другим в выполняющей ткани (хлоренхиме) нектарника таким образом, что в паре они контактируют по короткой стороне. Рафиды во всех идиобластах ориентированы одинаково — параллельно поверхности нектарника. Идиобласты чуть-чуть не доходят до секреторной ткани. Попарное расположение рафидоносных идиобластов отмечено также для листьев *Oenotera hookeri* (Schötz et al., 1970).

У исследованных нами видов рафидоносные идиобласты дифференцируются очень рано. Они переходят к росту растяжением, сопровождаемым образованием центральной вакуоли, когда смежные клетки еще продолжают делиться. Вследствие этого они легко идентифицируются под световым микроскопом по значительно большему размеру. Как и кристаллы оксалата кальция у других растений (Franceschi, Horner, 1980; Franceschi, Nakata, 2005), у исследованных в настоящей работе видов рафиды образуются в центральной вакуоли. У *Dendrocnide moroides* вакуоль пересекается многочисленными тяжами цитоплазмы неравномерной толщины

(табл. I, *а*). У *Impatiens parviflora* тяжи цитоплазмы в центральной вакуоли обычно отсутствуют, но в периферической цитоплазме содержатся вакуоли различной величины. При этом слой пристенной цитоплазмы у обоих видов остается довольно широким. Еще до заложения рафид в вакуоли присутствуют характерные только для растущих идиобластов ограниченные мембраной пузырьки диаметром 0.08—0.10 мкм, содержащие гомогенный слегка осмиофильный материал, а также более крупные прозрачные пузырьки. У *I. parviflora* вакуоль идиобластов, помимо пузырьков, содержит также фибриллярный материал.

Как и кристаллы у других растений (Arnott, Pautard, 1970; Ledbetter, Porter, 1970; Prychid et al., 2008; Васильев, 2009, и др.), рафиды закладываются и растут в вакуоли внутри ограниченных мембраной особых камер кристаллизации, которые определяют их форму. Камеры кристаллизации закладываются до появления в них рафид. Происхождение зачатков камер кристаллизации до конца не выяснено. У исследованных в настоящей работе растений зачатки камер кристаллизации рафид («рафидосомы», по: Ledbetter, Porter, 1970) на поперечном срезе идиобластов имеют форму буквы Н, вогнутой в сторону перекладины и имеющей заостренные концы (табл I, *б*). Контуры «Н» ограничены 2 мембранами, а высота равна диаметру серых пузырьков. Эта структура погружена в осмиофильный материал, не отличимый от содержимого пузырьков. В трехмерном изображении она представляет собой ограниченные мембраной 2 параллельные друг другу пластины и одну перпендикулярную им пластину (перекладину Н). Мы предполагаем, что Н-образные структуры возникают в результате реорганизации, ограничивающей мембраны пузырьков. Зачаток рафиды появляется внутри перекладины Н-структуры (табл. I, *б*) и сразу же имеет характерную для «молодых» рафид исследованных растений прямоугольную или квадратную форму. Н-конфигурация рафидосом видна также при закладке рафид у *Amorphophallus variabilis* (Prychid et al., 2008, см. рис. 5 статьи данных авторов).

Н-конфигурации мембран — эфемерные структуры, после заложения рафид они исчезают, сохраняется только мембрана камеры кристаллизации (табл. I, *в*).

Рост рафиды в поперечнике, и особенно в длину, происходит согласованно с увеличением поверхности мембраны камер кристаллизации. Это увеличение, вероятно, обеспечивается слиянием с ней мембраны пузырьков, которые происходят в результате инвагинации тонопласта в вакуоль (табл. II, *а*). В пользу данного предположения, помимо наличия картин инвагинаций и интравакуолярных пузырьков, свидетельствует и сходство обоих типов мембран. Рафида обычно полностью заполняет камеру кристаллизации, лишь в немногих местах между нею и мембраной виден узкий слой матрикса.

Рафиды в идиобластах исследованных нами растений закладываются не одновременно, однако этот процесс кратковременный, и уже в идиобластах, содержащих очень мелкие (очень «молодые») рафиды, рафидосом не встречается. Заложение все новых камер кристаллизации и увеличение числа рафид по мере развития идиобласта отмечены также для *Yucca torreyi* (Kaush, Horner, 1984).

В экстрафлоральных нектарниках *Impatiens parviflora* один из парных идиобластов отстает в своем развитии от другого (табл. II, *б*). У *Oenothera hookeri* одна из пары рафидных клеток в своем развитии также оказывается заторможенной. Она не только отстает в росте, но в ней образуется и меньше рафид (Schötz et al., 1970).

Растущие идиобласты обоих исследованных нами видов имеют специфические черты ультраструктуры. Так, ядро в них заметно крупнее, чем ядро смежных клеток, и располагается у одной из стенок, а не в центре; оно дисковидное, а не сферическое. Возможно, в ходе развития происходит эндополиплоидизация идиобласта,

которая была выявлена для рафидоносных идиобластов и других растений (*Psychotria punctata*: Horner, Whitmoyer, 1972; *Typha angustifolia*: Kausch, Horner, 1983). Эндомембранная система имеет признаки высокой активности. Элементы эндоплазматического ретикулума встречаются часто, значительно чаще, чем в других типах клеток этих растений. У обоих видов они представлены протяженными гранулярными цистернами (табл. III, *а*), в отдельных местах собранными в группы. Получены данные (Kostman et al., 2003), что одной из возможных специфических функций эндоплазматического ретикулума растущих рафидоносных идиобластов является синтез Ca^{2+}-связывающих белков.

У *I. parviflora* до начала удлинения рафид аппарат Гольджи представлен довольно редкими (3—5 на срез клетки) тельцами Гольджи, продуцирующими небольшое число крупных (0.30—0.35 мкм) пузырьков с фибриллярным содержимым. Затем число телец Гольджи (табл. III, *б*) существенно возрастает (до 15—20 на срез клетки), фибриллярные пузырьки располагаются по всей цитоплазме, в том числе у тонопласта. Одновременно с этим увеличивается концентрация фибрилл в вакуоли. Пузырьки Гольджи по структуре, большому числу и размеру характерны для таковых секретирующих слизь клеток (Васильев, Муравник, 1993; Васильев, 2007). Однако в отличие от последних характерный для них слизевой слой в периплазматическом пространстве отсутствует. Отсутствие периплазматического пространства, сходство содержимого вакуоли и пузырьков Гольджи, приуроченность многих из них к тонопласту свидетельствуют о том, что слизевые пузырьки несут свое содержимое в вакуоль, контур тонопласта которой вследствие этого выглядит очень неровным.

В идиобластах *D. moroides* аппарат Гольджи характеризуется признаками умеренной активности. Он состоит из 5—10 телец Гольджи на срез клетки (большего числа, чем в растущих клетках мезофилла) и сравнительно немногочисленных мелких (0.10—0.12 мкм) прозрачных пузырьков (табл. III, *в*). В идиобластах этого вида фибриллы в вакуоли отсутствуют и соответственно не образуются крупные фибриллярные пузырьки Гольджи.

Известно (Mollenhauer, Larson, 1966; Kausch, Horner, 1983, 1984; Wang et al., 1994, и др.), что, как и у *I. parviflora*, в вакуоль рафидоносных идиобластов ряда растений одновременно с образованием рафид откладывается полисахаридная слизь, однако ее происхождение связать с активностью аппарата Гольджи не удавалось.

Для растущих идиобластов исследованных растений характерна более высокая частота митохондрий, хотя по структуре они не отличаются от митохондрий соседних клеток хлоренхимы. Однако пероксисомы в идиобластах встречаются исключительно редко (на немногих срезах клеток) и они не связаны с другими органеллами.

Пластиды в очень молодых (до начала роста рафид) идиобластах *I. parviflora* — сходные с пластидами смежных клеток ювенильные бескрахмальные хлоропласты дисковидной формы, содержащие мелкие (из 3—4 тилакоидов) граны и периферический пластидный ретикулум. Параллельно с ростом рафид в идиобласте наблюдается дедифференциация пластид, которые превращаются в похожие на пластиды клеток апикальной меристемы редкие (2—3 на срез клетки) полиморфные лейкопласты с одиночными тилакоидами. В то же время в смежных клетках хлоренхимы нектарника происходит рост хлоропластов и образование в них хорошо развитой тилакоидной системы с большим числом довольно крупных гран. Для рафидоносных идиобластов *Dendrocnide moroides*, как и *Impatiens parviflora*, характерны редкие бескрахмальные полиморфные (некоторые с чашевидной инвагинацией) лейкопласты. В мезофилле развиваются крупные плосковыпуклые хлоропласты с гранами из большого числа (до 30) тилакоидов и объемистыми крахмальными

зернами. С хлоропластами часто находятся в тесном контакте пероксисомы. Приведенные данные не свидетельствуют о специфической роли лейкопластов и пероксисом в развитии рафидоносных идиобластов этих растений.

Как показывает анализ литературных данных, структура пластид рафидоносных идиобластов листьев и их изменения в процессе развития клетки у разных растений могут существенно различаться. Так, у *Oenothera hookeri* (Schötz et al., 1970) и *Psychotria punctata* (Horner, Whitmoyer, 1972) — это хлоропласты, рост и дифференциация которых прекращаются на ювенильной стадии. Пластиды молодых идиобластов *Typha angustifolia* — сходные с пластидами меристематических клеток лейкопласты, число которых (но не размер) в ходе роста клетки увеличивается, развиваются раздутые тилакоиды, образуются многочисленные лопасти, исчезающие в зрелых клетках (Kausch, Horner, 1983). В тилакоидах и лопастях гистохимически выявляются нерастворимые полисахариды. Авторы считают, что такие пластиды участвуют в образовании интравакуолярной слизи. Пластиды растущих рафидоносных идиобластов плавающих листьев *Pistia stratiotes* — многочисленные лейкопласты почти без внутренних мембран, тогда как в смежных с ними клетках аэренхимы — хлоропласты (Franceschi, Nakata, 2005). По предположению авторов, лейкопласты кристаллоносных клеток этого растения могут участвовать в синтезе липидных компонентов сильно развитых в данных клетках цитоплазматических и интравакуолярных мембран, а также в синтезе щавелевой кислоты для рафид.

В идиобластах исследованных нами растений по мере роста рафид в поперечнике расстояние между ними прогрессивно сокращается. Вследствие этого слизистое содержимое, характерное для вакуоли идиобластов *I. parviflora*, выдавливается из пучка рафид на вакуолярную периферию, приобретая форму чехла вокруг всего пучка рафид (табл. IV, *а*). Для рафидных идиобластов *Yucca torreyi* (Kausch, Horner, 1984) и *Actinidia hemsleyana* (Wang et al., 1994) также характерен слизевой футляр вокруг пучка рафид, располагающийся на периферии центральной вакуоли. У актинидии он гетерогенный, состоящий из концентрических слоев, различающихся по плотности. Авторы отмечают, что слоистость слизевого футляра видна только под световым микроскопом.

В образующих интравакуолярную слизь рафидоносных идиобластах *Agave americana* (Wattendorf, 1976), *Typha angustifolia* (Kausch, Horner, 1983) и *Yucca torreyi* (Kausch, Horner, 1984) вокруг отдельных рафид образуются капсулы, которые состоят из слоистого суберина (Wattendorf, 1976), а не из полисахаридов, и не одеты слоем цитоплазмы со стороны вакуоли, как это характерно для друз (Васильев, 2009). Однако для *Actinidia hemsleyana* капсула вокруг рафид не была отмечена (Wang et al., 1994). У исследованных нами рафидоносных идиобластов нектарников *Impatiens parviflora* слоистая капсула вокруг рафид также не развивается, но на их поверхности образуется тонкий слой гомогенного электронно-плотного вещества (табл. IV, *б*). Это происходит при завершении роста рафид, когда их камеры кристаллизации разрушаются и заполняющая промежутки между ними ячеистая слизь приходит в непосредственное соприкосновение с кристаллом. В идиобластах старых нектарников этот слой лигнифицируется (дает малиновую окраску при действии раствора сафранина).

В закончивших рост идиобластах экстрафлоральных нектарников *Impatiens parviflora* насчитывается 2500—3000 рафид (в идиобласте на табл. IV, *а* — около 2710). В идиобластах зрелых листьев *D. moroides* число рафид во много раз меньше — 300—500 (в идиобласте на табл. IV, *в* — 436). Для сравнения: у *Typha angustifolia* число рафид в идиобласте колеблется от 30—72 (Kaush, Horner, 1983), у *Eichhornia craccipes* — от 500—2000 и более (Arnott, Pautard, 1970).

У обоих исследованных нами видов рафиды на поперечном срезе имеют форму прямоугольника: у *I. parviflora* со средними размерами — 0.31 × 0.25 мкм, у *D. moroides* со значительно более крупными — 0.91 × 0.59 мкм. У первого вида многие рафиды на срезе квадратные, у второго — часть рафид ромбические. У обоих видов часто несколько соседних рафид в ходе роста объединяются друг с другом (табл. IV, *а, в*), в результате чего форма их нарушается. Отметим, что у *Oenothera hookeri* рафиды оксалата кальция еще более крупные — до 200 мкм дл. и 2.5—3.5 мкм в диам. (Schötz et al., 1970).

В закончивших рост идиобластах нектарников *Impatiens parviflora* сохраняются интактными органеллы и мембраны, хотя слой постенной цитоплазмы в них сильно сокращается. Сходная ситуация наблюдается и у других растений (Kausch, Horner, 1984; Franceschi, Nakata, 2005; Васильев, 2009). Однако в зрелых листьях *Dendrocnide moroides* рафидоносные идиобласты, видимо, мертвы (табл IV, *в*) или перестают поддаваться фиксации (хотя смежные клетки отлично фиксируются).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Нектарники перистома в закрытых кувшинах *Nepenthes chasiana* (*Nepenthaceae*) секретируют полисахаридную слизь // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 10. С. 1554—1559.

Васильев А. Е. Ультраструктура и генезис друзоносных идиобластов в листьях *Urtica dioica* (*Urticaceae*) и *Populus deltoides* (*Salicaceae*) // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 3. С. 321—327.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Функциональная морфология аппарата Гольджи растительных клеток // Цитология. 1993. Т. 35. № 1. С. 5—33.

Arnott H. J., Pautard F. G. E. Calcification in plants // Biological calcification: cellular and molecular aspects. Appleton-Century-Crofts. New York, 1970. P. 375—446.

Franceschi V. R., Horner H. T. Calcium oxalate crystals in plants // Bot. Rev. 1980. Vol. 46. N 4. P. 361—427.

Franceschi V. R., Nakata P. A. Calcium oxalate in plants: formation and function // Ann. Rev. Plant Biol. 2005. Vol. 56. P. 41—61.

Horner H. T., Whitmoyer R. E. Raphide crystal cell development in leaves of *Psychotria punctata* // J. Cell Sci. 1972. Vol. 11. N 2. P. 339—355.

Kausch A. P., Horner H. T. The development of mucilaginous raphide crystal idioblasts in young leaves of *Typha angustifolia* (*Typhaceae*) // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70. N 5. P. 691—705.

Kausch A. P., Horner H. T. Differentiation of raphide crystal idioblasts in isolated root culture of *Yucca torreyi* (*Agavaceae*) // Can. J. Bot. 1984. Vol. 62. N 7. P. 1474—1484.

Kostman T. A., Franceschi V. R., Nakata P. A. Specialized ER-subcompartments may play a role in calcium regulation in crystal idioblasts of *Pistia stratiotes* // Plant Sci. 2003. Vol. 165. N 2. P. 205—212.

Ledbetter M. C., Porter K. R. Introduction to the fine structure of plant cells. Berlin, 1970. 188 p.

Mollenhauer H. H., Larson D. A. Developmental changes in raphide-forming cells of *Vanilla planifolia* and *Monstera deliciosa* // J. Ultrastr. Res. 1966. Vol. 16. N 1—2. P. 55—70.

Prychid C. J., Jabaily R. S., Rudall P. J. Cellular ultrastructure and crystal development in *Amorphophallus* (*Araceae*) // Ann. Bot. 2008. Vol. 101. N 7. P. 983—995.

Schötz F., Diers L., Bathelt H. Zur Feinstruktur der Raphidenzellen. I. Die Entwicklung der Vakuolen und der Raphiden // Z. Pflanzenphysiol. 1970. Bd 63. N 2. S. 91—113.

Wang Z.-Y., Gould K. S., Patterson K. J. Structure and development of mucilage-crystal idioblasts in the roots of five *Actinidia* species // Int. J. Plant Sci. 1994. Vol. 155. N 3. P. 342—349.

Wattendorf J. A third type of raphide crystal in the plant kingdom: six-sided raphides with laminated sheaths in *Agave americana* L. // Planta. 1976. Vol. 130. N 3. P. 303—311.

SUMMARY

The structure of growing and fully mature idioblasts with raphides of calcium oxalate was studied in the leaves of *Dendrocnide moroides* and extrafloral nectaries of *Impatiens parviflora*. The early formed central vacuole of the idioblasts contains small membraneous vesicles with slightly osmiophilic contents as well as transparent vesicles of various size. Raphide crystal chambers are initiated within

osmiophilic vesicles. The vesicle membrane is reorganized in such a way that it is transformed into membrane of crystal chambers. The growth of crystal chambers occurs by the fusion of vesicles budding off the tonoplast. The ultrastructural features of idioblasts are described. In both species they contain a few small leucoplasts devoid of starch grains whereas in the adjacent cells large chloroplasts with well developed thylakoid system were formed. Peroxisomes are very infrequent. The endoplasmic reticulum is much more prominent than in surrounding cells. In *I. parviflora* the Golgi apparatus is in the hypersecetory state. It is apparently involved in the formation of the intravacuolar mucilage in which the raphides are immersed. In *D. moroides* raphide idioblasts are dead at leaf maturity.

УДК 582.475 : 581 5. (470 : 22) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 12

© А. С. Лантратова, М. М. Якубяк

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ *LARIX ARCHANGELICA* (*PINACEAE*) НА ЮГО-ЗАПАДНОЙ ГРАНИЦЕ ЕСТЕСТВЕННОГО АРЕАЛА

A. S. LANTRATOVA, M. M. JAKUBYAK. THE PHYTOCENOTICAL ROLE OF THE *LARIX ARCHANGELICA* (*PINACEAE*) AT THE SOUTH-WESTERN BORDER OF ITS NATURAL RANGE

Петрозаводский государственный университет
185031 Республика Карелия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33
Факс (814) 2711000
E-mail: Mih_val@mail.ru
Поступила 17.03.2009

Изучена фитоценотическая роль *Larix archangelica* на юго-западной границе естественного ареала. На территории Водлозерского национального парка и Водлинского лесничества Пудожского р-на в Карелии установлено, что она наиболее часто встречается в смешанных хвойних лесах с доминированием *Picea abies*, где находится в первом ярусе, занимая 15—25 % древостоя. На открытых равнинных плакорах, умеренно увлажненных богатых почвах с высоким содержанием карбонатов *Larix archangelica* образует чистые лиственничные фитоценозы (Laricetum herbosum).
Ключевые слова: *Larix*, Фенноскандия, ареал, викарный вид.

Larix archangelica Laws. (*L. Sukaczewii* Dylis) на территории Карелии является аборигенным, редким видом, внесенным в Красную книгу Республики Карелия (2007) со статусом 3 (L. C.).

Следуя взглядам Н. Н. Цвелёва (2000), лиственницу (*Larix archangelica* Laws.), произрастающую на юго-востоке Карелии, мы рассматриваем как самостоятельный викарный вид, сформировавшийся на севере России в результате сложных миграционных процессов и флорогенеза.

Начиная с XIX в., лиственница, произрастающая на севере России, привлекала внимание исследователей и практиков (Кеппен, 1885; Cajander, 1901; Дробов, 1914; Цинзерлинг, 1931; Сукачев, 1934; Бобров, 1978; Цвелёв, 2000, и др.). Это обусловлено тем, что среди древесных растений Севера России она отличается долговечностью, продуктивностью, смолистостью, высокими техническими качествами древесины, фитонцидностью, декоративностью, многообразием лекарственных свойств, фенетической неоднородностью.

Несмотря на это, на территории Карелии она остается слабо изученным видом (Раевский, Ананьев, 2005).

Целью наших исследований являлось выяснение фитоценотической роли лиственницы архангельской в составе лесных экосистем на юго-востоке Карелии. В задачи исследований входило: проведение инвентаризации с картированием лесных хвойных сообществ с участием лиственницы архангельской; установление верти-

кальной и горизонтальной пространственных структур лесных хвойных сообществ с участием лиственницы; выявление видового состава фитоценозов с участием лиственницы.

Исследование проводилось в течение 2005—2008 гг. на территории Водлозерского национального парка и Водлинского лесничества Пудожского р-на Республики Карелия (рис. 1).

В соответствии с геоботаническим районированием (Юрковская, 1993) исследуемый район входит в состав Североевропейской провинции, Кольско-Карельской подпровинции Водлозерско-Онежского округа среднетаежной подзоны. По лесотипологическому составу он сформирован 2 районами: Водлозерским (территория Водлозерского национального парка на юго-востоке Карелии), с пониженными формами рельефа, более бедными почвами и Водлинским (Пудожский административный район), с более повышенными формами рельефа, хорошо дренированными богатыми почвами, связанными с береговой частью р. Водла и оз. Варганного.

Исследуемые хвойные леса составляют группу ассоциаций ельников зеленомошных (Piceeta hylocomiosa), включающих ассоциации ельников черничных с участием лиственницы и лиственничников травяных.

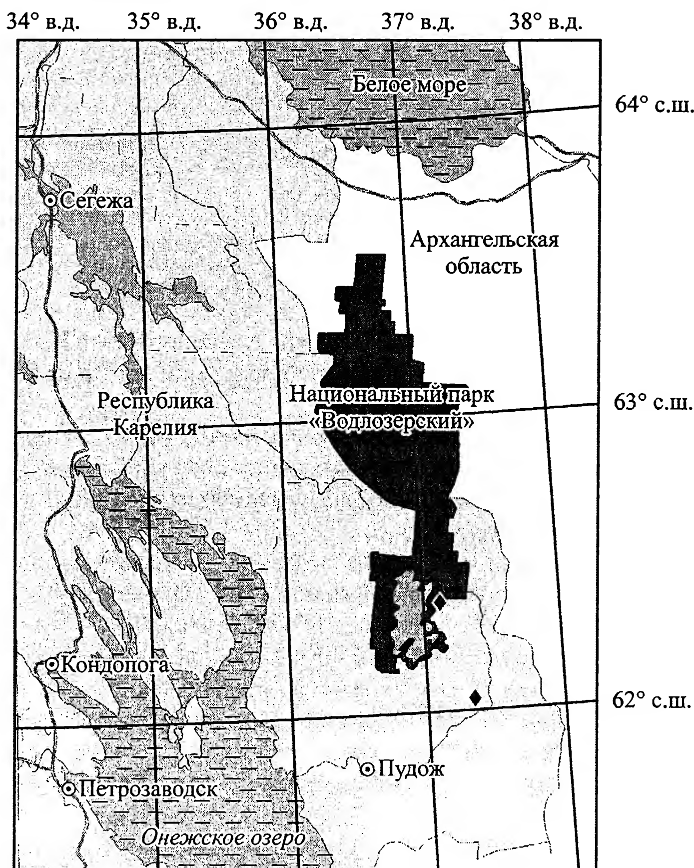


Рис. 1. Места проведения исследований лесных фитоценозов с участием лиственницы в Карелии. (Обозначены ромбиком).

Основным методом исследования был маршрутный, с закладкой пробных площадей (20 × 20 м) и трансектов. Описание фитоценозов проводилось по методике В. С. Ипатова (1998) на специальных бланках, разработанных на кафедре ботаники и физиологии растений Петрозаводского государственного университета.

В процессе исследований было заложено и описано 28 пробных площадей. Из них 21 — на территории Водлозерского национального парка и 7 — на территории Водлинского лесничества. В работе приведены 2 типовых описания, характерных для изучаемого региона. Установлено, что лиственница на территории Водлозерского национального парка встречается в составе ельников черничных зеленомошных (Piceetum myrtilloso-hylocomiosum). Эти типы леса занимают пониженные местоположения — равнины, невысокие озы, где условия более благоприятны не только для ели, но и лиственницы. Почвы суглинистые или супесчаные иллювиальные, лесная подстилка с гумусированным слоем, нижние горизонты подзолистого типа.

Сообщества ельников черничных с участием лиственницы четырехъярусные. Формула древостоя 9Е1Л. Плотность древостоя 600 шт./га. Высота ели 18—25 м, диаметр ствола 20—30 см. Высота лиственницы 15—22 м, возраст 60—100 лет. Лиственница в составе таких сообществ приурочена или к редкостойным древостоям ели, или находится на более открытых участках.

Отмечено наличие естественного разновозрастного возобновления лиственницы. Подлесок редкий, из *Sorbus aucuparia* L., *Juniperus communis* L., *Alnus incana* (L.) Moench.

В травяно-кустарничковом покрове со степенью покрытия 70—80 % *Vaccinium myrtillus* L. изредка встречается *V. vitis-idaea* L. На более открытых участках вблизи лиственницы встречаются: *Pyrola media* Sw., *P. rotundifolia* L., *Maianthemum bifolium* F. W. Schmidt, *Calamagrostis epigeis* (L.) Roth, *Linnaea borealis* L., *Trientalis europaea* L.

В моховом покрове со степенью покрытия 80—90 % обилен *Pleurozium schreberi* (Brid) Mitt. (обычно более обилен по микропонижениям).

На территории Водлинского лесничества лиственница встречается или в составе ельников черничных зеленомошных, занимая 15—50 % древостоя, или образует чистые лиственничники травяные — Laricetum herbosum.

Лиственничники травяные занимают всхолменные возвышенности, берега рек. Часто встречаются на озах, вблизи р. Сухая Водла. Почвы хорошо дренированные, супесчаные или суглинистые, с выраженным перегнойно-аккумулятивным горизонтом, с высоким содержанием карбонатов.

Формула древостоя 7Л3ЕБ. Высота 18—25 м, диаметр 18—30 см. Возраст 40—200 лет.

На отдельных открытых территориях и стародавних вырубках можно встретить небольшие группы лиственниц, достигающих высоты 30 м при диаметре ствола 60—70 см и возрасте 250—300 лет.

На территории пробных площадей древостой размещается неравномерно. Лиственница в таких сообществах формирует типичную конусовидную крону. Семяносит. В подкроновом пространстве и на открытых участках образует естественное возобновление.

Подлесок редкий, состоит из *Sorbus aucuparia*, *Juniperus comnunis* L., *Alnus incana* (L.) Moench.

В травяном покрове с покрытием 60—70 % преобладает разнотравье. Обычно умеренно встречаются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*. В большом числе встречаются *Linnaea borealis* L., *Pyrola meria* L., *P. rotundifolia*, *Geranium sylvaticum* L., *Maiantemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt., *Solidago virgaurea* L., *Galium boreale* L.,

Convallaria majalis L., *Vicia cracca* L., *Calamagrostis epigos* L., *C. arundinacea* (L.) Roth, *Festuca ovina* L.

Моховой покров мозаичный при проективном покрытии 60—70 %. Мхи приурочены к микропонижениям. В его составе встречаются *Pleurozium schreberi* (Wild.) Mitt, *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bricheal, *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Worst.

В результате проведенных исследований установлено, что в составе лесных экосистем на юго-востоке Карелии лиственница характеризуется определенными эколого-типологическими свойствами по отношению к факторам среды. Это гелиотип, мезотерм, ксеромезофит, кальцефит. Анализ данных 28 пробных площадей показал, что благодаря сформировавшимся эколого-ценотическим свойствам в процессе миграции и экологической адаптации на территории юго-восточной Карелии лиственница приобрела способность не только участвовать в составе растительного покрова исследованных территорий, но и формировать самостоятельные сообщества. В зависимости от лесотипологических условий роль ее в составе растительного покрова различна. На богатых, хорошо дренированных почвах с более высоким содержанием карбонатов она играет роль доминанта (Водлинское лесничество). На более увлажненных, бедных, оподзоленных почвах (Водлозерский национальный парк) она является субдоминантом.

Итак, сообщества с участием лиственницы на исследуемых территориях четырехъярусные, характеризуются следующими структурными особенностями. Древостой по своим показателям неоднородный, лиственница имеет более высокие показатели по обилию, высоте, диаметру, возрасту в составе лесных экосистем Водлинского лесничества Пудожского р-на (где она играет роль доминанта).

Подлесок отличается небольшим видовым разнообразием на исследованных пробных площадях.

Травяно-кустарничковый ярус по видовому составу более разнообразен. Из общего числа сосудистых растений (57 видов) 86 % видов входит в состав травяно-кустарничкового яруса (*Lycopodiophyta* — 1 вид, *Equisetophyta* — 1, *Polypodiophyta* — 2, *Pinophyta* — 4, *Magnoliophyta* — 49 видов). На отдельных пробных площадях встречается от 12 до 28 видов (Laricetum herbosum). Проективное покрытие по отдельным видам колеблется от 2 до 40 %. Это особенно ярко проявляется в лиственничниках травяного типа. Видовая насыщенность популяций на микроплощадках (1 м^2) колеблется от 0.11 (Piceetum myrtillosum) до 0.35 (Laricetum herbosum). Более высокая видовая насыщенность и у травяных. Это обусловлено не только богатством почв, но и характером светового режима и увлажнения.

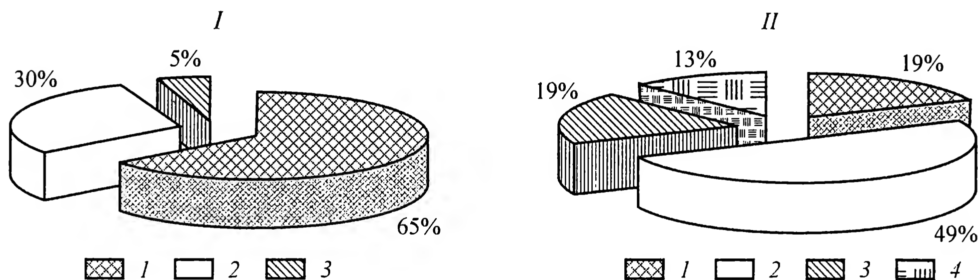


Рис. 2. Видовое соотношение древесных растений на исследуемых типичных пробных площадях.

I — Национальный парк «Водлозерский» (пробная площадь № 2), *II* — Водлинское лесничество (пробная площадь № 5). *1* — лиственница архангельская, *2* — ель европейская, *3* — береза повислая, *4* — сосна обыкновенная.

Моховой ярус в исследуемых фитоценозах был неоднородным. Наибольшим богатством видов он отличался в лиственничниках травяных. Видовая насыщенность во многом определялась их эколого-ценотическими свойствами. Ряд видов мхов отличался определенной приуроченностью к условиям местообитания. В ельниках черничных по микропонижениям был более обилен *Polytrichum commune*. Во всех исследуемых сообществах на более повышенных формах рельефа встречался *Pleurozium schreberi*.

На исследуемой территории лиственница архангельская обладает способностью формировать самостоятельные сообщества, отличающиеся определенной структурой в зависимости от природно-климатических условий. Она биологически устойчива, морфологически структурирована. В исследуемых сообществах семяносит и образует естественное возобновление на территории Карелии.

По своим таксономическим признакам *Larix archangelica* Laws. является самостоятельным видом. Для нее характерны признаки, указанные И. В. Дылисом (1946). Ее наличие в составе хвойных лесов на юго-востоке Карелии обусловлено миграционными процессами, флорогенезом, характером экологической адаптации в новых природно-климатических условиях северо-восточной Европы, где в отличие от центра ее происхождения она находится в ином температурном режиме, влажности, богатстве почв и флористическом окружении. Проведенные исследования позволяют рассматривать ее как викарный вид, имеющий естественный ареал на юго-востоке Восточной Фенноскандии между 61°8′ и 62°20′ с. ш. и 36° и 36°20′ в. д.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность сотрудникам Водлозерского национального парка за предоставленную возможность работать на их территории, а также М. А. Шредерс за оформление иллюстративного материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 189 с.

Дробов В. П. К вопросу о произрастании лиственницы сибирской в пределах Олонецкой губернии. Т. 3. Вып. 3. СПб., 1914. С. 26—38.

Дылис Н. В. Сибирская лиственница. М., 1949. 136 с.

Ипатов В. С. Описание фитоценоза СПб., 1998. 92 с.

Кеппен Ф. Географическое распространение хвойных деревьев в Европейской России. СПб., 1885. 234 с.

Раевский Б. В., Ананьев В. А. Современное состояние популяций лиственницы сибирской (Л. Сукачева) в НП «Водлозерский». Матер. конф. «Структурно-функциональные особенности биосистем Севера». Петрозаводск, 2005. Ч. II. С. 108—111.

Сукачев В. Н. Дендрология с основами геоботаники. Л., 1934. 311 с.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградской, Псковской и Новгородской областей). СПб., 2000. 781 с.

Цинзерлинг Ю. Д. О северо-западной границе сибирской лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.). Геоботаника. Вып. I. Л., 1931. С. 87—97.

Юрковская Т. К. Растительный покров Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 8—36.

Cajander A. K. Sipevialaisen lehtikuusen (*Larix sibirica* Led.) // Meddeland Soc. Fauna Fl. Fenn. 1901. Vol. 27. 187 r. S. 26—34.

SUMMARY

Larix archangelica Laws (*L. sukaczevii* Dylis) is an indigenous, endemic, rare species in Karelia. It was included in the Red Data Book of Karelia (2007; L. C. category). The research was conducted in the south-eastern part of Karelia (Vodlozero National Park and Vodla forestry, Pudozhsky district). *L. archangelica* was found to occur in mixed coniferous forests as a subdominant. *L. archangelica* is able to form original phytocenosis, where it is a dominant, if under favorable ecological conditions: increase of relief, middle humidity, carbonate soil. It renews naturally in the thinned forest. *L. archangelica* corresponds to the description by N. V. Dylis (1949) in its structural features, and it is a typical vicarious species in of Karelia.

УДК 581.174.1/2 : 582.47 (470.13)

Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 12

© Я. Н. Яцко,[1] О. В. Дымова,[1] Т. К. Головко[1, 2]

ПИГМЕНТНЫЙ КОМПЛЕКС ЗИМНЕ- И ВЕЧНОЗЕЛЕНЫХ РАСТЕНИЙ В ПОДЗОНЕ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА

Ya. N. YATSCO, O. V. DYMOVA, T. K. GOLOVKO. PIGMENT COMPLEX OF EVER- AND WINTERGREEN PLANTS IN THE MIDDLE TAIGA SUBZONE OF THE EUROPEAN NORTH-EAST

[1] Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
Факс (8212) 24-01-63
E-mail: yatsco@mail.ru, dymovao@ib.komisc.ru
[2] Сыктывкарский государственный университет
Поступила 11.12.2008

Представлены данные по сезонной динамике содержания и соотношения фотосинтетических пигментов в листьях 4 вечнозеленых и 2 зимне-зеленых видов растений, обитающих в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока. Показано, что по амплитуде варьирования пула зеленых пигментов в течение года исследованные виды располагаются в следующем порядке: *Ajuga reptans* > *Pyrola rotundifolia* > *Vaccinium vitis-idaea* > *Abies sibirica* > *Juniperus communis* > *Picea abies.* У большинства видов максимум накопления хлорофиллов отмечали в летне-осенний, а минимум — в зимне-весенний период. Сохранности фотосинтетического аппарата на уровне пигментного комплекса в ранневесенний период способствовало накопление зеаксантина, играющего ключевую роль в защите пигментов от фоторазрушения в условиях низких температур и избыточной инсоляции.
Ключевые слова: вечно- и зимне-зеленые растения, хлорофиллы, каротиноиды, сезонная динамика, виолаксантиновый цикл, адаптация.

Исследованию фотосинтетических пигментов зимне- и вечнозеленых растений в разных ботанико-географических зонах посвящено немало работ. Обширный обзор представлен Э. В. Ходасевич (1982). Автор на основе данных литературы и результатов собственных исследований пришла к выводу, что у большинства хвойных видов растений сезонная динамика содержания фотосинтетических пигментов описывается кривой с более или менее выраженным максимумом. По данным Л. М. Лукьяновой с соавт. (1986), полученным в Кольской Субарктике на 40 видах, вечнозеленые растения отличались более низким содержанием пигментов по сравнению с листопадными формами и не имели отчетливо выраженного максимума накопления хлорофиллов и каротиноидов в течение года. Анализ литературы показывает, что сведения о характере сезонных изменений содержания фотосинтетических пигментов у вечнозеленых хвойных растений довольно противоречивы. Так, в ряде работ (Ottander et al., 1995; Ensminger et al., 2004; Martz et al., 2007) сообщалось о снижении содержания хлорофиллов в хвое *Pinus sylvestris* зимой по сравне-

нию с летним периодом. Несколько максимумов в содержании фотосинтетических пигментов в течение года было обнаружено у *Pinus sylvestris*, *Juniperus communis* и *Picea abies* (Правдин, Щербина, 1961; Приалгаускайте, 1962; Новицкая и др., 1969). Наибольшие концентрации хлорофиллов в хвое *Picea excelsa* были выявлены весной и осенью (Ширяева, 1967).

Сохранность и поддержание функциональной активности пигментного аппарата в годичном цикле особенно важны для вечно- и зимне-зеленых видов бореальной зоны, адаптирующихся к продолжительному периоду низкотемпературных воздействий. На территории Республики Коми вечнозеленые хвойные являются основными лесообразующими породами и занимают более 80 % лесопокрытой площади (Коренные.., 2006). Зимне-зеленые виды обычно формируют подлесок хвойных лесов и нередко являются доминантами травяно-кустарничкого яруса.

Целью работы было сравнительное изучение сезонной динамики содержания и соотношения хлорофиллов и каротиноидов в листьях 4 вечнозеленых и 2 зимне-зеленых видов растений разной жизненной формы.

Материал и методика

Район проведения исследований расположен в подзоне средней тайги (бассейн среднего течения р. Вычегды), характеризуется среднегодовой температурой воздуха +1° С и продолжительностью вегетационного периода (выше +5 °С) около 150 сут. Переход среднесуточной температуры через +5 °С наблюдается в первой декаде мая. Длительность периода активного роста (выше +10 °С) составляет 100—110 сут. Наиболее морозным месяцем является январь (средняя температура воздуха –15— –17 °С), наиболее теплым — июль (около +15 °С) (Леса.., 1999).

Объектами исследования служили вечнозеленые древесные виды *Abies sibirica* L. (пихта сибирская) и *Picea abies* (L.) Karst. (ель обыкновенная), кустарник *Juniperus communis* L. (можжевельник обыкновенный), кустарничек *Vaccinium vitis-idaea* L. (брусника), а также 2 вида многолетних зимнезеленых трав — *Ajuga reptans* L. (живучка ползучая) и *Pyrola rotundifolia* L. (грушанка круглолистная). Принадлежность видов к группе вечнозеленых и зимне-зеленых растений дана согласно Т. И. Серебряковой с соавт. (2006: 234—238).

Отбор материала проводили в течение 2006—2008 гг. в окрестностях г. Сыктывкара (61°67′ с. ш., 50°77′ в. д.) в ельнике зеленомошного типа, растения *A. reptans* отбирали под пологом елово-осинового разнотравного леса. Хвою 2-го года жизни отбирали со средней части кроны 30—40-летних деревьев *Abies sibirica* и *Picea abies* высотой до 4.5—5 м. У *Vaccinium vitis-idaea* брали зрелые перезимовавшие листья со средней части побегов. У *Pyrola rotundifolia* и *Ajuga reptans* использовали полностью сформировавшиеся розеточные листья. Сбор образцов листьев осуществляли в 5-кратной повторности в разные сезоны года. Каждая повторность включала смешанную пробу с 10—30 растений. Образцы фиксировали кипящим 100%-м ацетоном (Сапожников и др., 1978).

Содержание фотосинтетических пигментов определяли спектрофотометрически на приборе UV-1700 (Shimadzu, Япония) в ацетоновой вытяжке по оптической плотности при длинах волн 662 и 644 нм (хлорофиллы) и 470 нм (каротиноиды) с поправками в максимумах поглощения (Маслова и др., 1986). Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) находили по формуле [(хл *b* + 1.2 хл *b*) / (хл *a* + хл *b*)], исходя из того, что весь хлорофилл *b* находится в ССК, а соотношение хлорофиллов *a*/*b* в этом комплексе ССК равно примерно 1.2 (Lichtenthaler, 1987).

Разделение индивидуальных каротиноидов осуществляли хроматографически на стеклянных пластинках с равномерно нанесенным сорбентом толщиной 0.25 мм. Компонентами сорбента являлись $CaCO_3$, MgO и $Ca(OH)_2$. В качестве элюента использовали растворители — бензин марки «Нефрас», ацетон и хлороформ в соотношении 6 : 5 : 4 (Корнюшенко, Сапожников, 1969; с модификациями). Для дальнейшего анализа пигменты элюировали соответствующими растворителями: β-каротин — петролейным эфиром, виолаксантин, антераксантин, зеаксантин, лютеин, неоксантин — этиловым спиртом. Растворы фильтровали и измеряли оптическую плотность при длинах волн (нм): 446 — антераксантин (An), 452 — β-каротин, 442 — виолаксантин (V), 445 — лютеин, 438 — неоксантин и 444 — зеаксантин (Z). Состояние деэпоксидации виолаксантина оценивали по соотношению [(Z+0.5An) / (V+An+Z)] (Shindler, Lichtenthaler, 1996).

Результаты обрабатывали с использованием стандартных статистических методов и компьютерных программ. В таблицах и на рисунках приведены средние величины со стандартной ошибкой.

Результаты и обсуждение

Полученные данные свидетельствуют о различиях между видами по накоплению и динамике содержания фотосинтетических пигментов (рис. 1). Листья травянистых зимне-зеленых растений *Pyrola rotundifolia* и *Ajuga reptans* содержали в 2—4 раза больше хлорофиллов и каротиноидов в расчете на единицу сухой массы, чем листья древесных вечнозеленых растений. При этом концентрация пигмен-

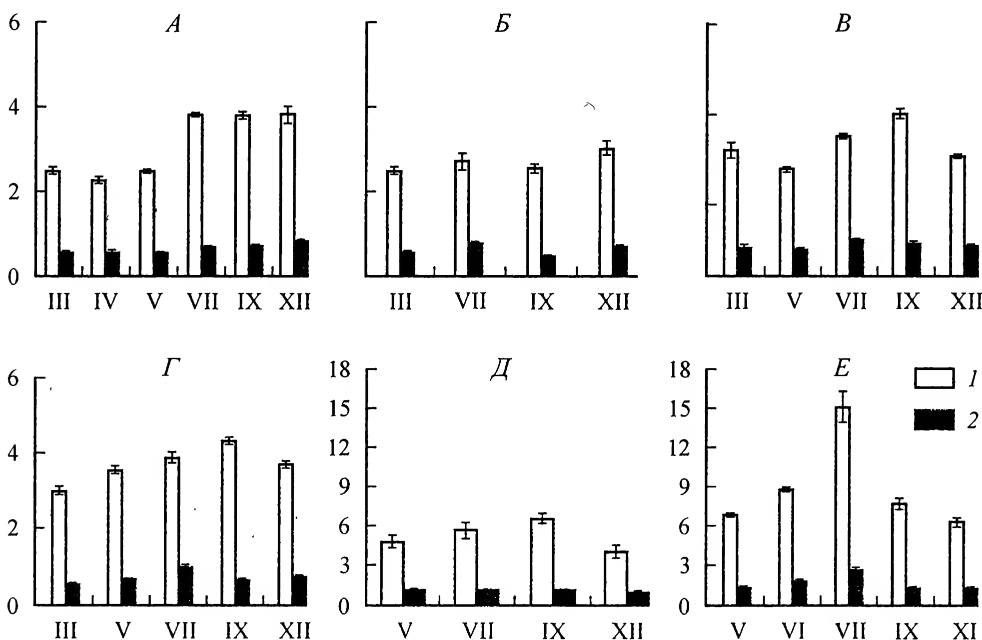


Рис. 1. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях вечнозеленых и зимне-зеленых видов растений в годичном цикле, мг/г сухой массы, 2006—2008 гг.

1 — хлорофиллы *a* и *b*, *2* — каротиноиды. Виды: *А* — *Abies sibirica*, *Б* — *Picea abies*, *В* — *Juniperus communis*, *Г* — *Vaccinium vitis-idaea*, *Д* — *Pyrola rotundifolia*, *Е* — *Ajuga reptans*.

тов в листьях *Ajuga reptans* была выше, чем в листьях *Pyrola rotundifolia*. Наименьшим содержанием фотосинтетических пигментов характеризовалась хвоя *Picea abies*. Это согласуется с имеющимися в литературе сведениями о различиях в мощности пигментного аппарата травянистых и древесных растений (Лархер, 1978; Лукьянова и др., 1986; Demmig-Adams, Adams, 1992; Adams et al., 2001).

Нами выявлены закономерности сезонных изменений количества и соотношения фотосинтетических пигментов (рис. 1, см. таблицу). Среди вечнозеленых растений наиболее стабильно уровень содержания фотосинтетических пигментов в течение года сохранялся в хвое *Picea abies* (рис. 1, *Б*), тогда как у других видов отмечали повышение накопления хлорофиллов в летне-осенний период. По-видимому, такая стабильность *Picea abies* связана со сравнительно низкой концентрацией пигментов. Большое значение имеют структурно-функциональные перестройки мезофилла, наблюдаемые (Ладанова, Тужилкина, 1992) осенью в клетках мезофилла *Picea abies*: исчезновение крахмальных зерен, изменение формы, размеров и месторасположения зеленых пластид, которые перемещаются к центральной части клетки и группируются вокруг ядра, что снижает поглощение световой энергии. О стабильности фонда фотосинтетических пигментов в течение зимы у разновозрастной хвои двух видов рода *Picea* в условиях Республики Беларусь сообщал ранее Т. Н. Годнев с соавт. (1969).

Содержание хлорофиллов в хвое *Abies sibirica* в марте—мае составляло 2.2—2.5 мг/г и было заметно ниже (почти на 30 %), чем в летне-осенний период. Некоторые авторы (Тужилкина, Веретенников, 1981) связывают понижение концентрации хлорофиллов весной с началом ростовых процессов. К осени, когда ростовые процессы у хвойных замедляются, концентрация пигментов в хвое увеличивается. В листьях кустарника *Juniperus communis* максимум содержания хлорофиллов (до 4.3 мг/г) приходился на июль—сентябрь, снижение уровня зеленых пигментов начиналось с наступлением зимы. Сходные изменения содержания зеленых пигментов отмечали в листьях кустарничка *Vaccinium vitis-idaea*.

У *Pyrola rotundifolia* содержание хлорофиллов повышалось с мая по сентябрь примерно в 1.3 раза (от 4.8 до 6.5 мг/г), а к декабрю снижалось до 4 мг/г. Максимум накопления зеленых пигментов у *Ajuga reptans* отмечали в июле, после формирования новой генерации листьев. Такие же закономерности изменения концентрации пигментов были показаны в работе Л. М. Лукьяновой с соавт. (1986) для *Ajuga reptans* и *Pyrola media* в условиях Хибин. Высокое содержание зеленых пигмен-

Содержание и соотношение фотосинтетических пигментов в листьях зимне-зеленых и вечнозеленых растений в период активной вегетации (июль) и период покоя (декабрь, март)

Объект	Хл *a/b*			Доля Хл в ССК, %			Хл/Кар		
	III (V)	VII	XII (X)	III (V)	VI	XII (X)	III (V)	VII	XII (X)
Abies sibirica	2.4 ± 0.1	2.5 ± 0.1	2.7 ± 0.1	65	64	59	4.6 ± 0.1	5.7 ± 0.1	4.6 ± 0.1
Picea abies	2.4 ± 0.1	2.5 ± 0.3	2.9 ± 0.1	66	63	57	4.5 ± 0.3	4.5 ± 0.4	4.4 ± 0.1
Juniperus communis	2.8 ± 0.1	2.8 ± 0.1	2.9 ± 0.1	60	57	56	4.5 ± 0.1	4.2 ± 0.1	4.1 ± 0.1
Vaccinium vitis-idaea	2.5 ± 0.1	2.6 ± 0.1	2.8 ± 0.2	63	61	58	4.9 ± 0.1	4.5 ± 0.2	4.5 ± 0.1
*Pyrola rotundifolia***	2.5 ± 0.1	2.8 ± 0.1	2.4 ± 0.3	64	64	70	4.4 ± 0.1	4.4 ± 0.1	4.2 ± 0.5
*Ajuga reptans**	2.6 ± 0.1	2.7 ± 0.1	2.4 ± 0.3	61	59	64	5.0 ± 0.1	5.5 ± 0.1	4.8 ± 0.1

Примечание. В скобках указаны сроки отбора образцов листьев травянистых видов растений *Ajuga reptans* (* — данные для мая и октября) и *Pyrola rotundifolia* (** — данные для мая).

тов (до 10 мг/г сухой массы) отмечено во второй половине лета (июль—август). Осенью у данных видов растений регистрировали значительное (в 2 раза) уменьшение концентрации хлорофиллов. Следует отметить, что в Хибинах эти растения отличались более высоким содержанием пигментов по сравнению с растениями в окрестностях Сыктывкара.

Анализ данных показал, что по амплитуде варьирования фонда зеленых пигментов (разница между максимальными и минимальными концентрациями в течение года) исследованные виды располагаются в следующем порядке: *Ajuga reptans* > *Pyrola rotundifolia* > *Vaccinium vitis-idaea* > *Abies sibirica* > *Juniperus communis* > *Picea abies.* У большинства видов максимум накопления хлорофиллов отмечали в летне-осенний, а минимум — в зимне-весенний период. Судя по величине соотношения хл *a*/*b* и доле хлорофиллов, принадлежащих светособирающему комплексу фотосистем, у вечнозеленых древесных более выраженную тенденцию к деградации в зимний период проявлял хл *b*.

Виды различались по накоплению каротиноидов в листьях, концентрация которых варьировала в пределах 0.5—2.8 мг/г. Количество желтых пигментов было выше у растений, содержащих больше зеленых пигментов. Величина соотношения хлорофиллы/каротиноиды составляла 4.1—5.7. Изучение качественного и количественного состава каротиноидов показало, что в период активной вегетации (июль) в составе пула каротиноидов листьев у хвойных видов присутствовали β-каротин, виолаксантин и лютеин в количествах от 23 до 30 % (рис. 2). На долю неоксантина приходилось 7—10 %. Среди каротиноидов хвои *Picea abies* был обнаружен антераксантин (около 10 %). В начале марта в спектре каротиноидов всех видов хвойных появлялся зеаксантин, на долю которого приходилось 7—10 % от суммарного количества желтых пигментов.

Зеаксантин является ключевым компонентом виолаксантинового цикла (ВКЦ), осуществляющего энзиматическое (с участием фермента де-эпоксидазы) превращение виолаксантина в зеаксантин через промежуточный интермедиат антераксантин под действием света (Cuttriss, Pogson, 2004). Показано, что освещение листьев интенсивным светом (2000 мкмоль квантов/($м^2$с)) способно индуцировать максимальное (80—95 %) превращение виолаксантина в зеаксантин (Demmig et al., 1987; Мишра и др., 2006). Состояние деэпоксидации виолаксантинового цикла является

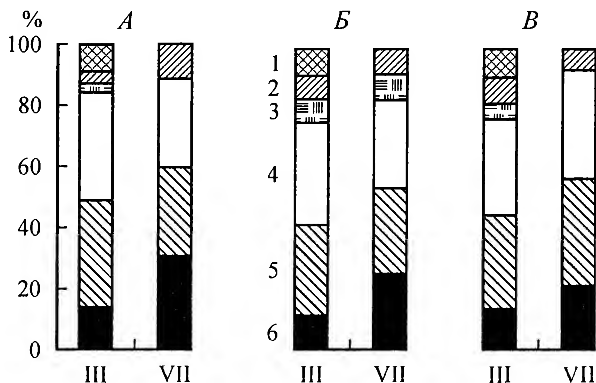


Рис. 2. Относительное содержание каротиноидов в листьях вечнозеленых растений в марте и июле, %, 2006 г.

Пигменты: 1 — зеаксантин 2 — неоксантин, 3 — антераксантин, 4 — лютеин, 5 — виолаксантин, 6 — β-каротин. Виды: *А* — *Abies sibirica*, *Б* — *Picea abies*, *В* — *Juniperus communis*.

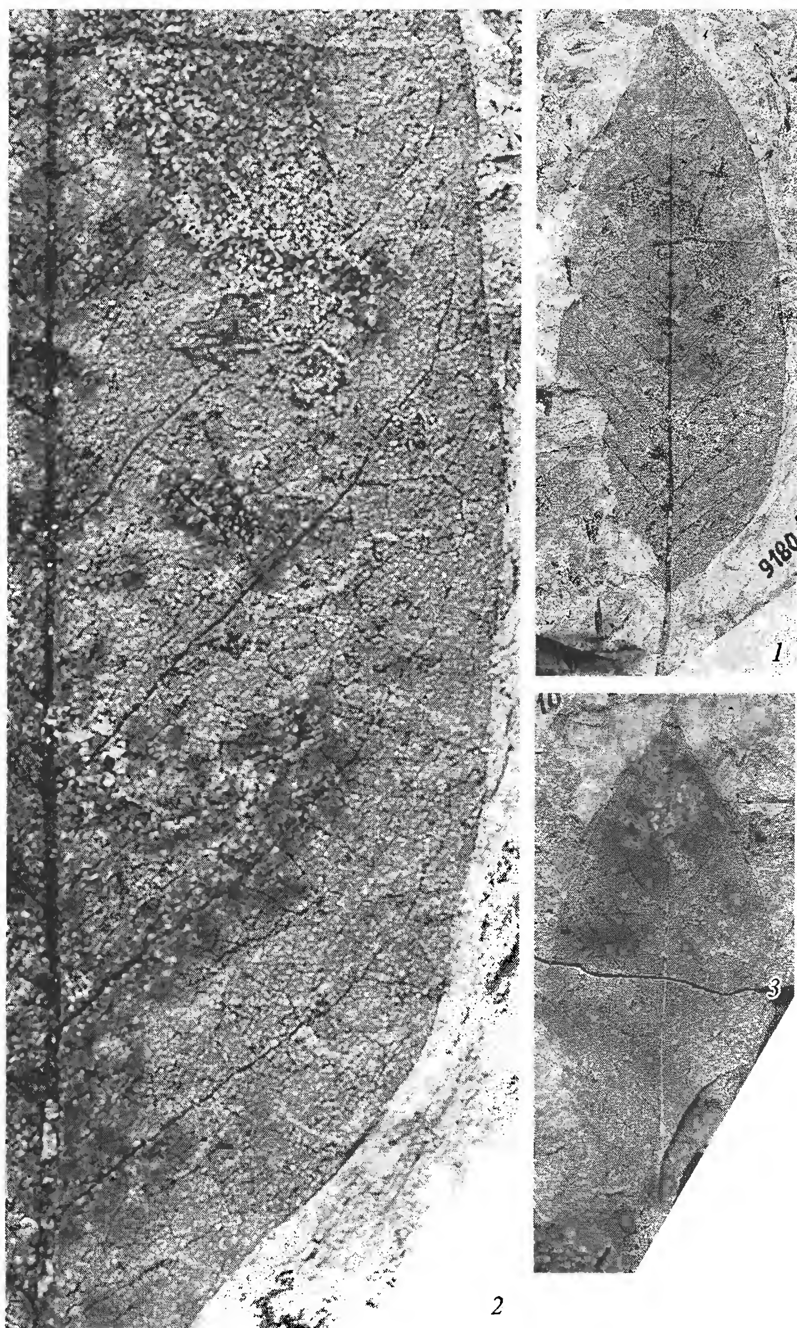


Таблица I. *Nyssa polymorpha*, кол. 9180.
1 — образец 86 (голотип); *2* — то же, фрагмент листа ×4; *3* — образец 10.

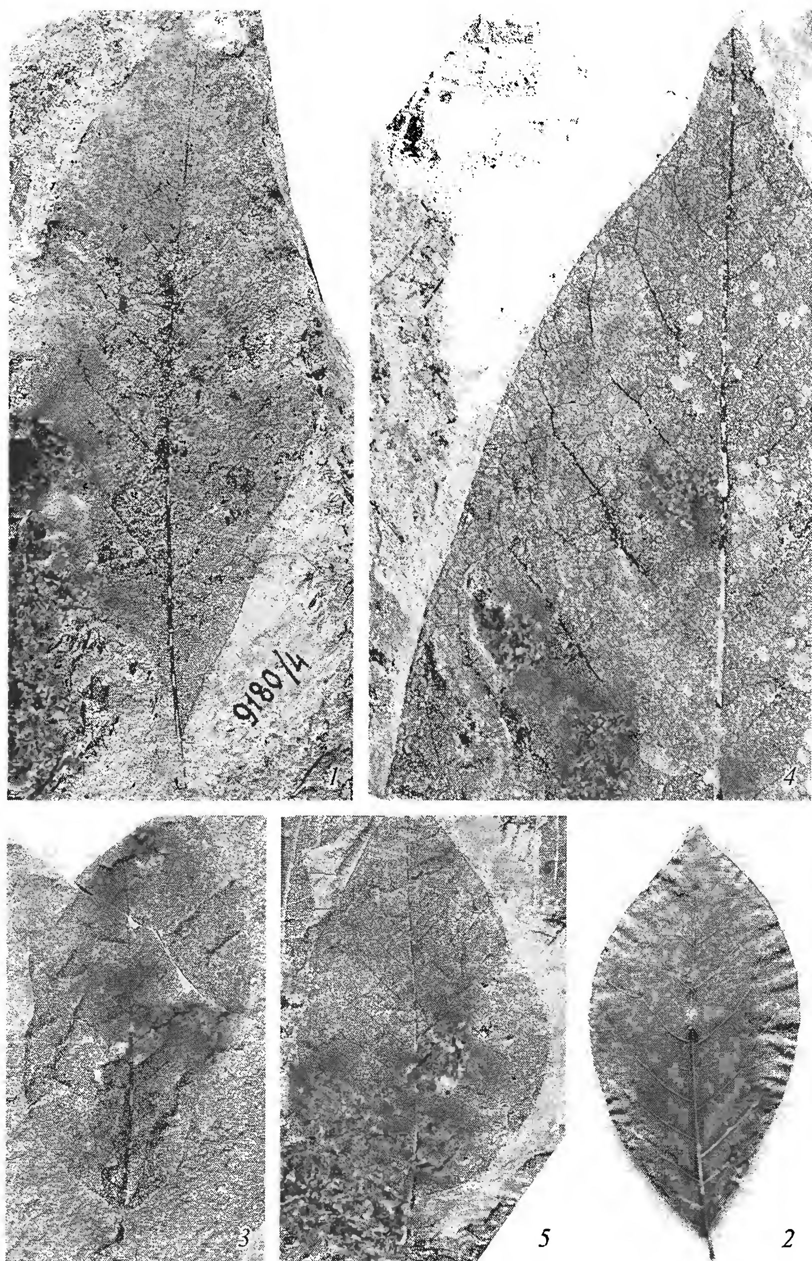


Таблица II. *Nyssa polymorpha* (*1—4*) и *N. sylvatica* (*5*).

Nyssa polymorpha, кол. 9180: *1* — образец 4; *2* — образец 358; *3* — образец 474; *4* — образец 10 (фрагмент), ×3; *5* — *Nyssa sylvatica* (совр., США, Иллинойс), коллекция автора.

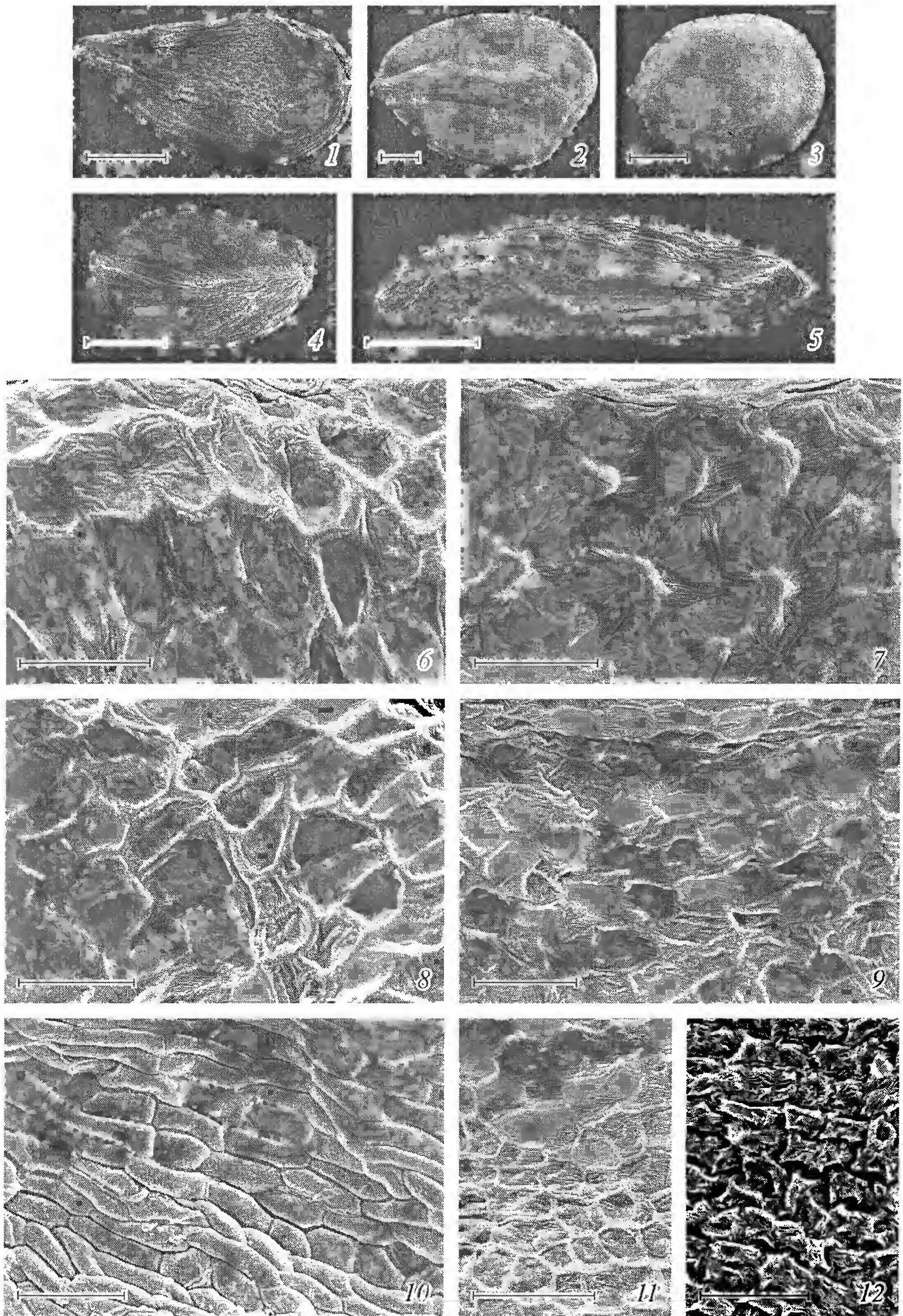


Таблица I. Форма и поверхность семян видов рода *Stroganowia*.

1—5 — форма семян: *1* — яйцевидно-продолговатая (*S. cardiophylla*), *2* — яйцевидная (*S. rubtzovii*), *3* — округло-шаровидная (*S. leventii* var. *leventii*), *4* — эллиптическая (*S. subalpina*), *5* — продолговатая (*S. sagittata*); ультраскульптура поверхности семян; *6*, *7* — крупносетчатая (*6* — *S. brachyota*, *7* — *S. leventii* var. *leventii*); *8* — среднесетчатая (*S. botschantzevii*); *9* — мелкосетчатая (*S. affghana*); *10* — плитчатая (*S. cardiophylla*); *11*, *12* — сетчатая и плитчатая (*S. bupleuroides*). Масштабные линейки, мкм: *1—5* — 100; *6—12* — 10.

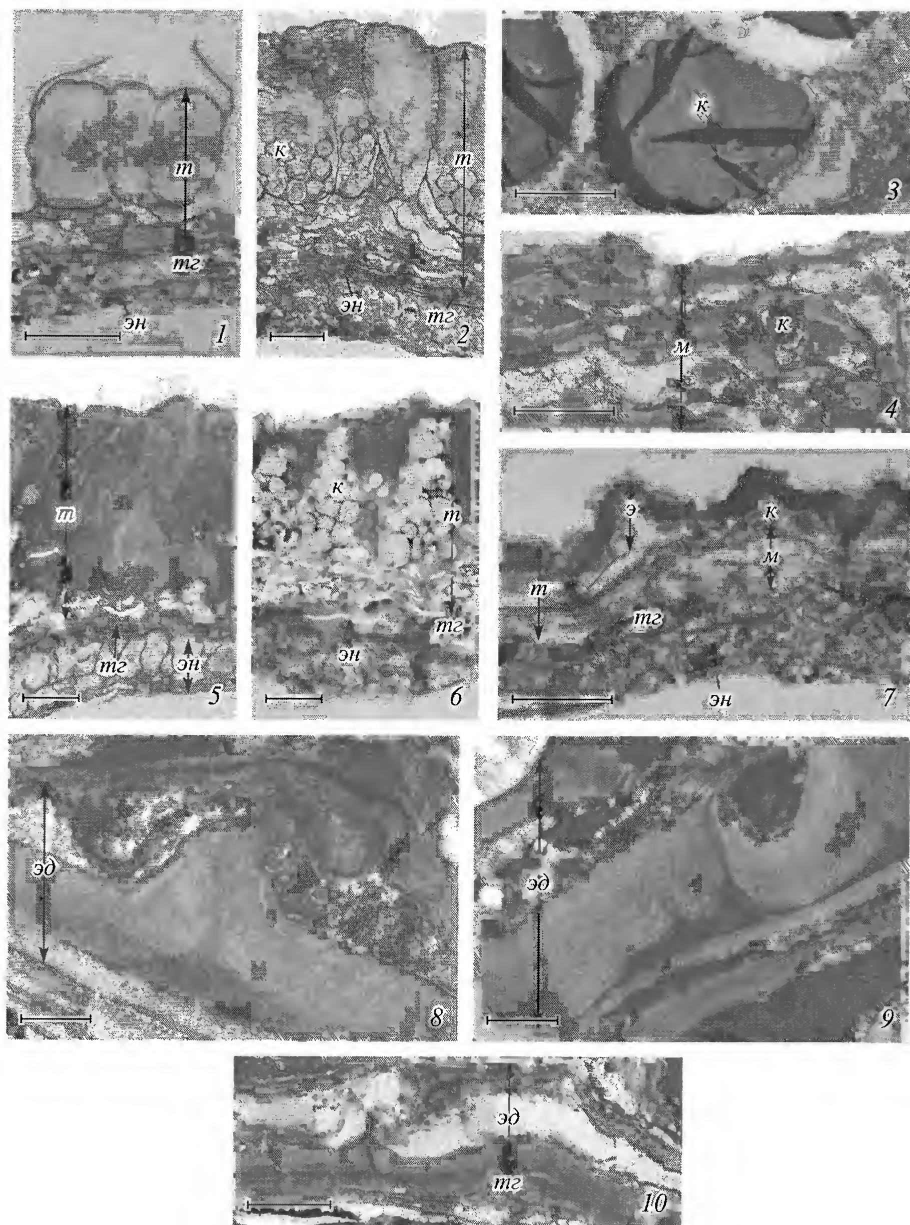


Таблица II. Анатомическое строение семян представителей рода *Stroganowia*.

1 — общий вид семенной кожуры *S. bupleuroides*, *2—4* — *S. tolmaczovii: 2* — общий вид семенной кожуры, *3* — крахмальные зерна в экзотесте, *4* — крахмальное зерно в мезотесте; *5*, *6* — *S. intermedia*: *5* — семенная кожура в районе семядолей, *6* — семенная кожура в районе зародышевого корешка; *7* — общий вид семенной кожуры *S. kazachstanica*; *8—10* — строение эндотесты; *8* — *S. puberula*, *9* — *S. botschantzevii*, *10* — *S. tolmaczovii*. *к* — крахмальное зерно, *м* — мезотеста, *т* — теста, *тг* — тегмен, *э* — экзотеста, *эд* — эндотеста, *эн* — эндосперм. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *5—7* — 5; *3*, *4*, *10* — 10; *8* — 2.5; *9* — 2.

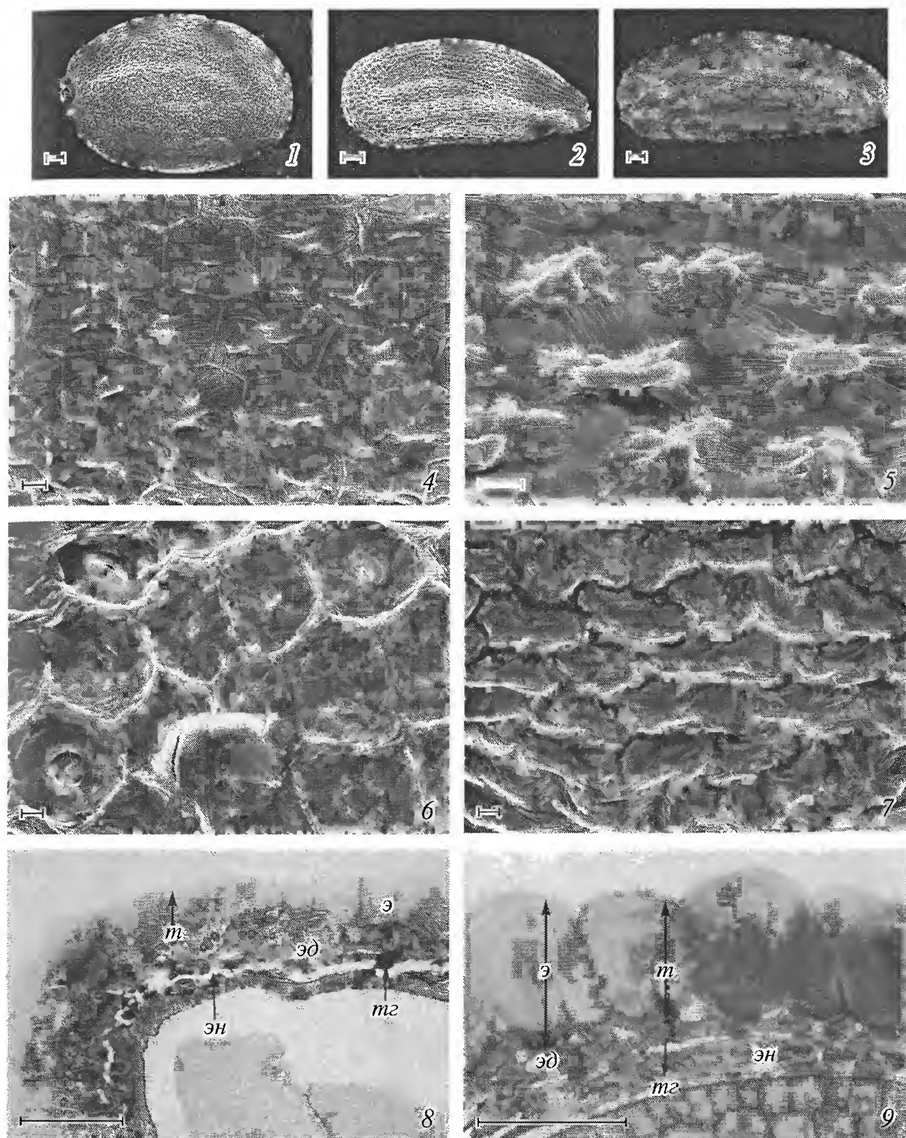


Таблица III. Морфология и анатомия семян представителей рода *Lepidium*.

1—3 — форма семян: *1* — эллиптическая (*L. integrifolium*), *2*, *3* — продолговатая (*2* — *L. africanum*, *3* — *L. persicum*); *4—7* — ультраскульптура поверхности семян: *4—6* — сетчатая (*4* — *L. armoracium*, *5* — *L. graminifolium*, *6* — *L. songaricum*), *7* — плитчатая (*L. ferganense*); анатомическое строение семенной кожуры: *8* — *L. africanum*, *9* — *L. obtusum*. Обозначения те же, что и на табл. II. Масштабные линейки, мкм: *1—3* — 100; *4—7* — 10; *8*, *9* — 5.

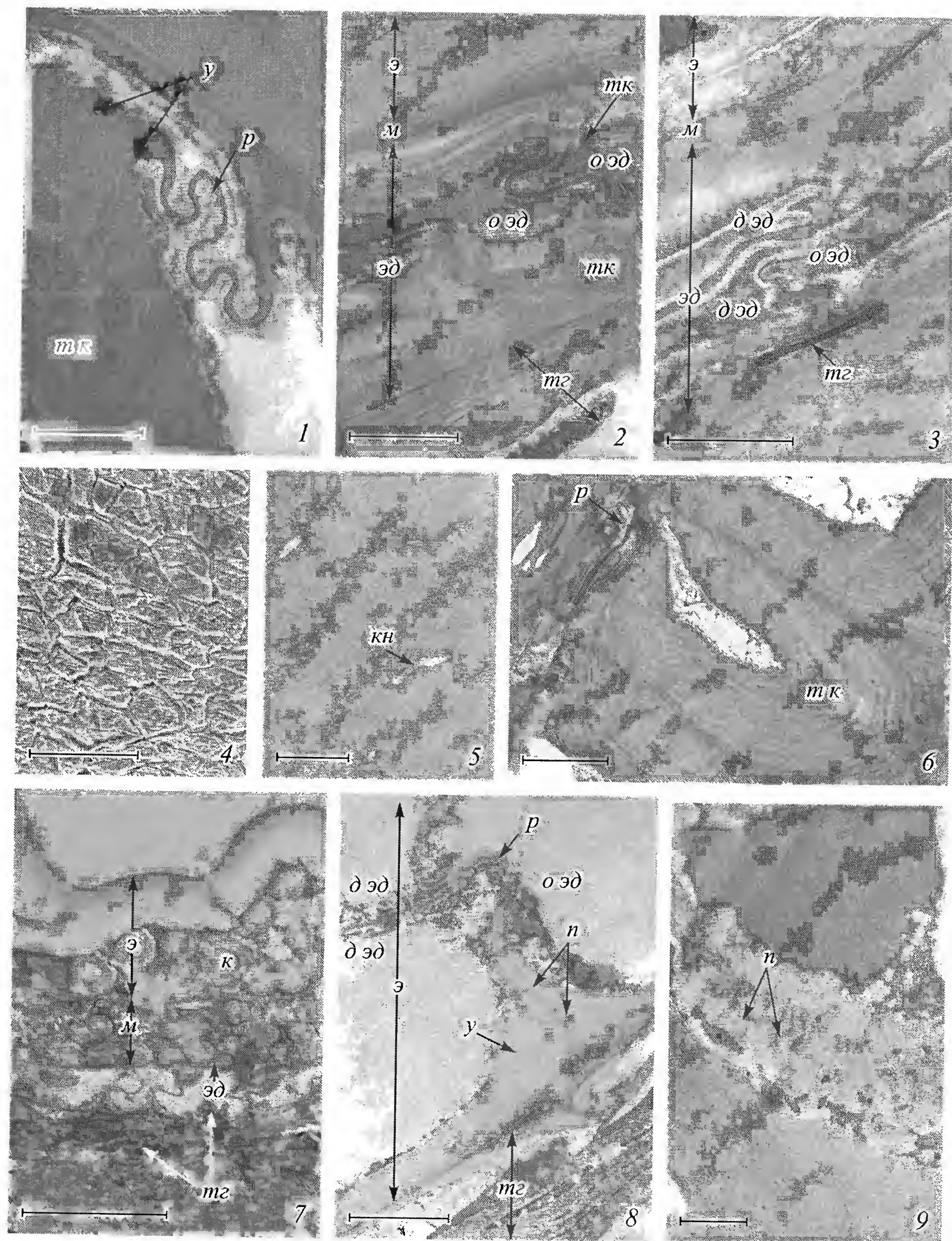


Таблица IV. Строение семенной кожуры представителей родов *Stroganowia* и *Lepidium*.

1 — эндотеста *L. graminifolium*; *2*, *3* — теста и тегмен *L. meyeri*; *4*—*6* — *S. litwinowii*: *4* — ультраскульптура поверхности семени, *5* — каналы в экзотесте, *6* — эндотеста; *7*—*9* — *S. tiehmii*: *7* — общий вид семенной кожуры, *8* — эндотеста, *9* — плазмодесмы в клеточной стенке мезотесты. *д эд* — двурядная эндотеста, *кн* — канал, *о эд* — однорядная эндотеста, *п* — плазмодесмы, *р* — радиальные клеточные стенки эндотесты, *т к* — тангентальные клеточные стенки эндотесты, *у* — утолщенная часть радиальной клеточной стенки. Остальные обозначения те же, что на табл. II. Масштабные линейки, мкм: *1*, *5*, *9* — 1; *2* — 2.5; *3*, *8* — 3.3; *6* — 5; *7* — 10.

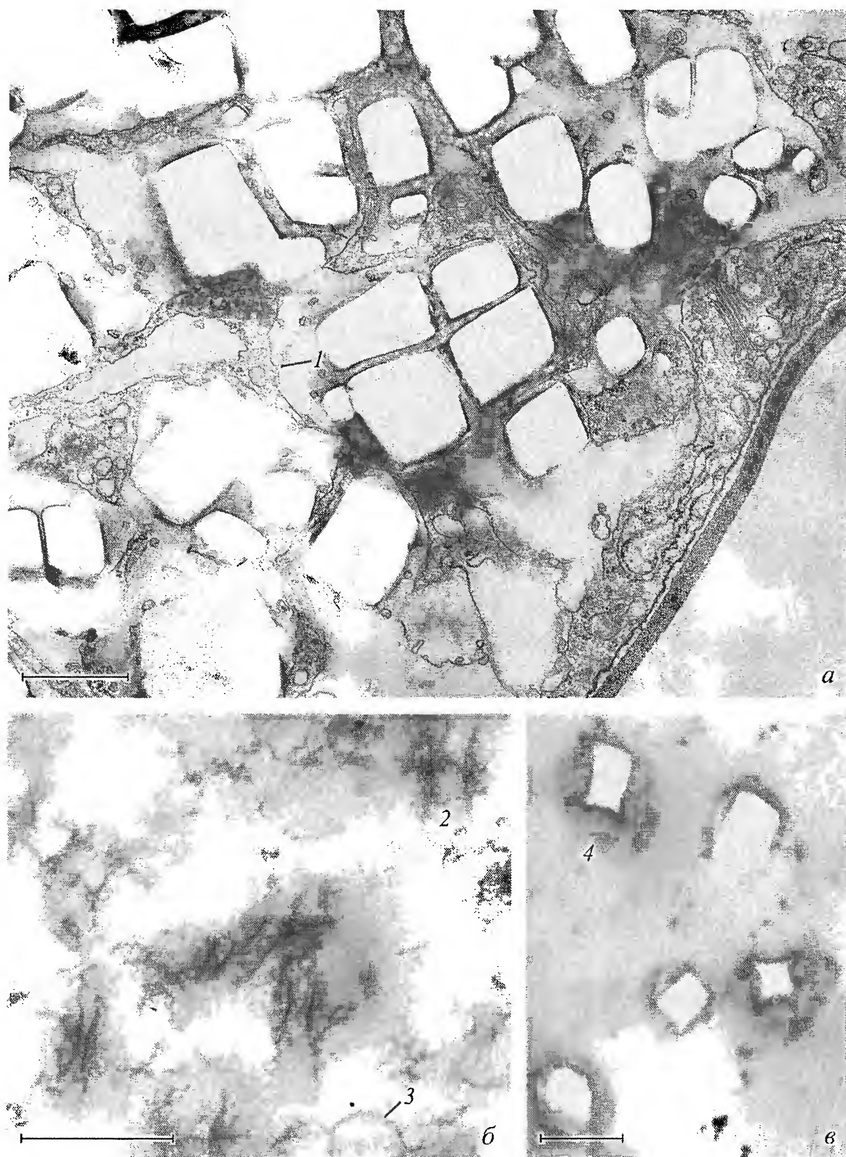


Таблица I. Рафидоносные идиобласты листа *Dendrocnide moroides* на завершающем этапе роста (*а*) и нектарника *Impatiens parviflora* на этапе заложения камер кристаллизации рафид (*б*) и появления рафид в них (*в*).

1 — тяж цитоплазмы, пересекающий центральную вакуоль с рафидами, *2* — инициаль камеры кристаллизации, *3* — пузырек — предположительный предшественник инициали, *4* — рафида в начале роста. Масштабные линейки, мкм: *а*, *б* — 1.0; *в* — 2.0.

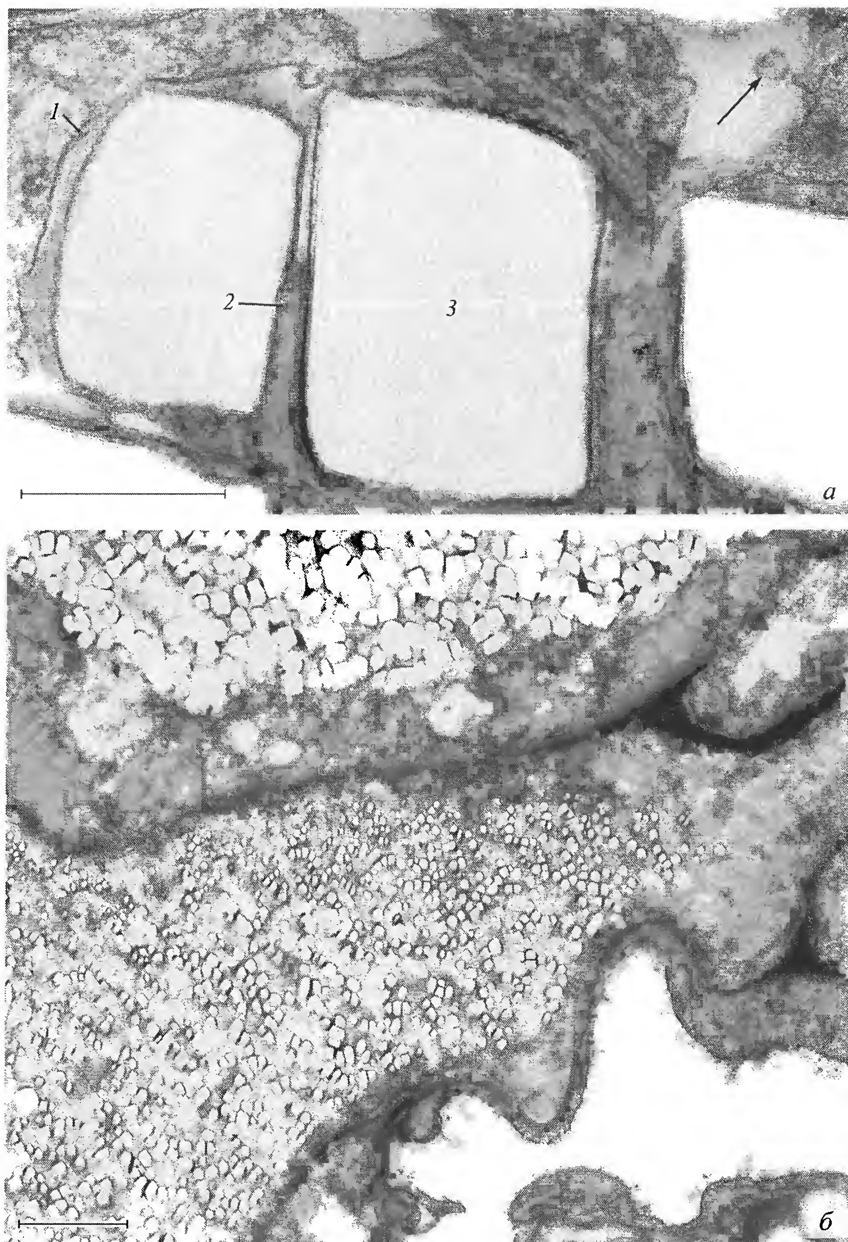


Таблица II. Тонопласт и мембрана камеры кристаллизации рафид в близком к завершению роста идиобласте *Dendrocnide moroides* (*а*) и фрагменты 2 смежных идиобластов *Impatiens parviflora* на разных этапах роста рафид (*б*).

1 — тонопласт, *2* — мембрана камеры кристаллизации, *3* — место расположения рафиды. Стрелкой обозначен пузырек, отчленяемый тонопластом в вакуоль. Масштабные линейки, мкм: *а* — 1.0, *б* — 5.0.

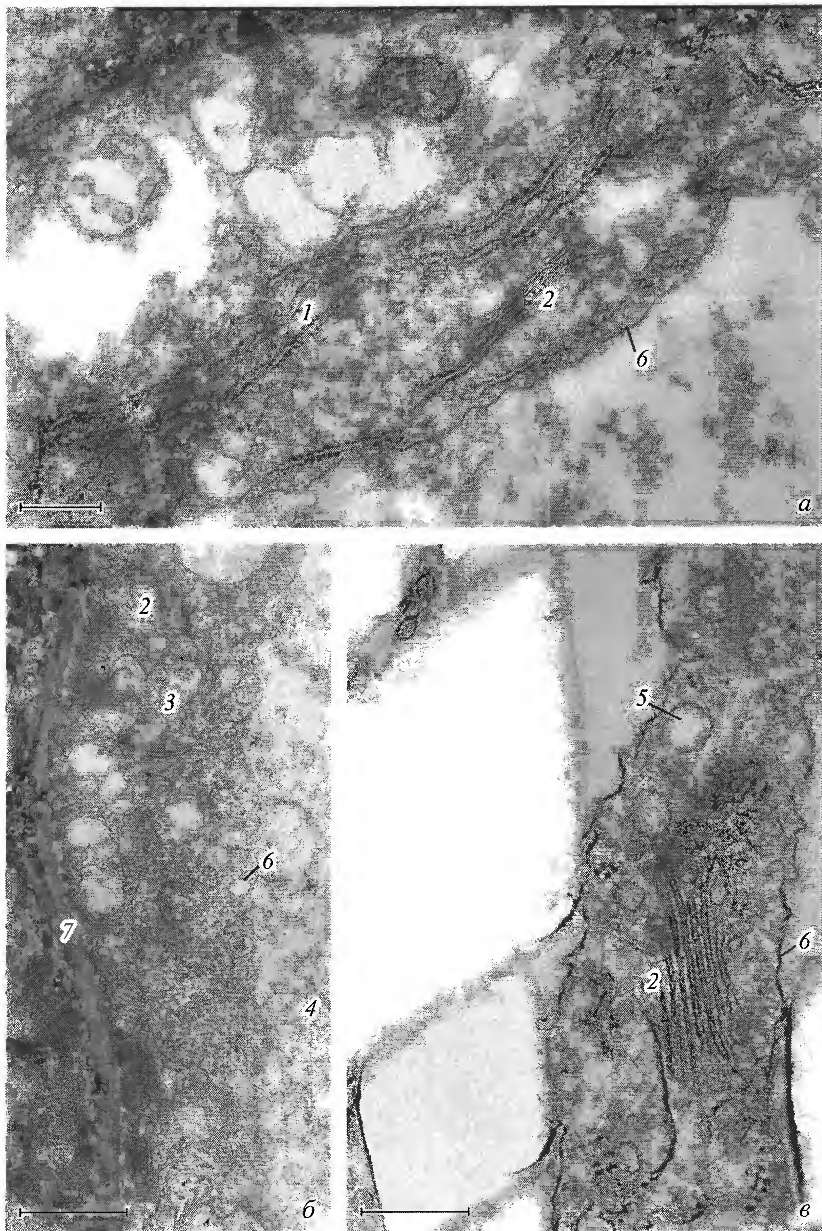


Таблица III. Эндомембранная система растущих рафидоносных идиобластов *Impatiens parviflora* (*а*, *б*) и *Dendrocnide moroides* (*в*).

1 — цистерноидный гранулярный эндоплазматический ретикулум, *2* — тельце Гольджи, *3* — фибриллярный пузырек Гольджи, *4* — фибриллярное содержимое вакуоли (слизь), *5* — прозрачный пузырек Гольджи, *6* — тонопласт, *7* — клеточная стенка. Масштабные линейки, мкм: *1* — 1.0, *б* — 2.0, *в* — 0.5.

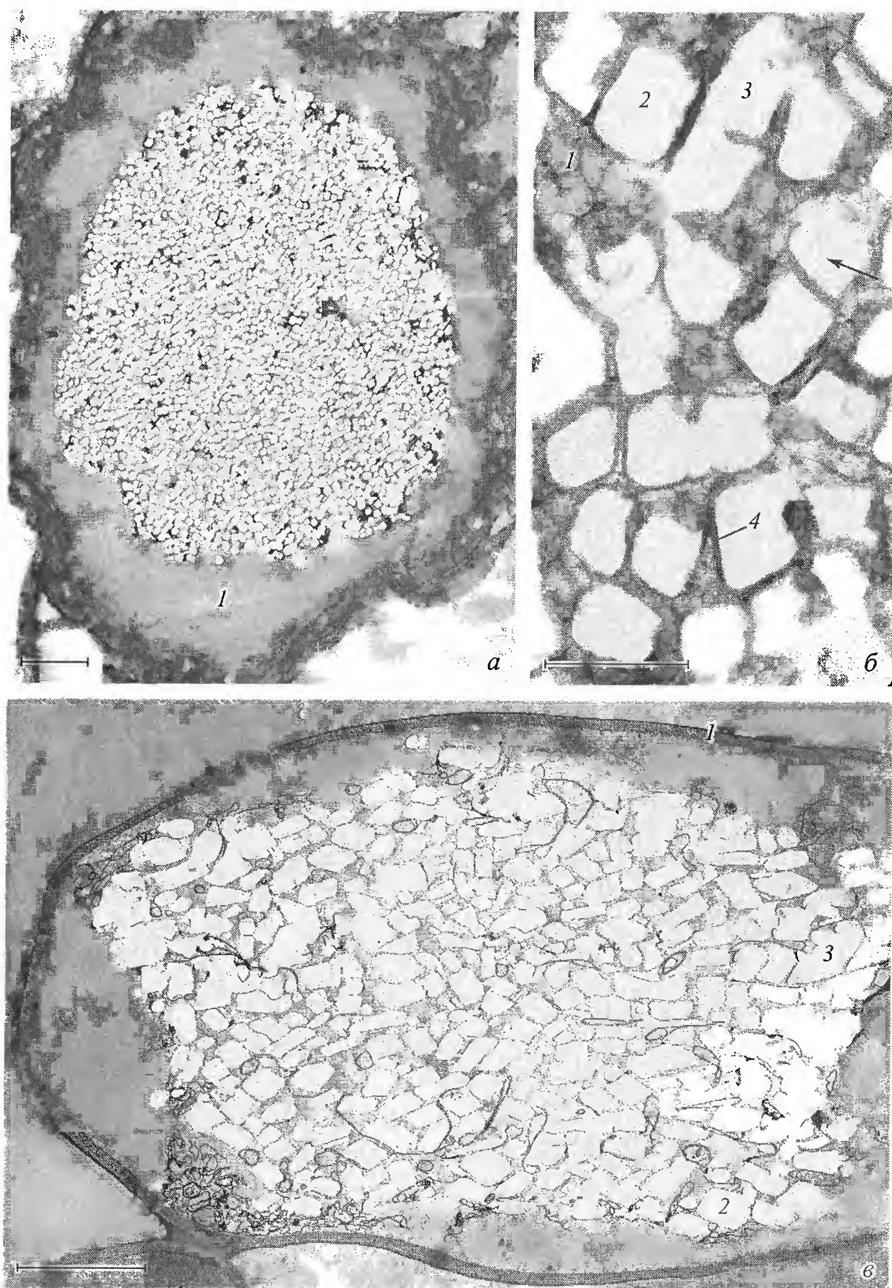


Таблица IV. Рафидоносные идиобласты в закончивших рост органах: экстрафлоральном нектарнике *Impatiens parviflora* (*а*, *б*) и листе *Dendrocnide moroides* (*в*).

1 — место расположения рафиды, *2* — слизь, *3* — объединившиеся друг с другом рафиды, *4* — «капсула» вокруг рафиды. Масштабные линейки, мкм: *а* — 25.0, *б* — 1.0, *в* — 10.0.

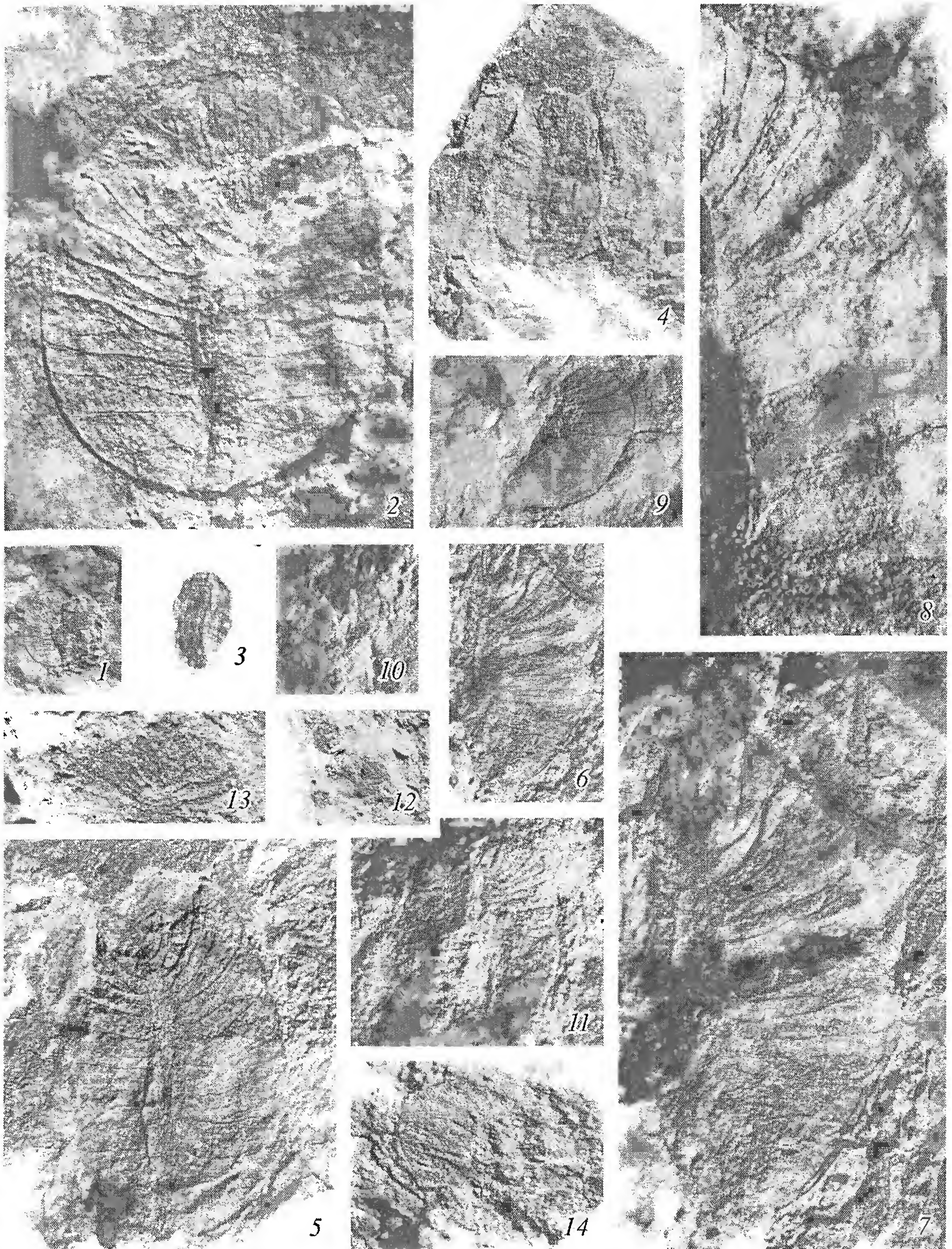


Таблица. *Craigia zaisanica* (Iljinskaja) Iljinskaja comb. nov. из эоцена Зайсанской впадины (*1—9* — кол. 449, поздний эоцен горы Киин-Кериш; *10—14* — кол. 997А, средний эоцен, саргамысская свита, р. Калмакпай).

1 — отп. 26б, голотип вида; *2* — то же, ×6; *3* — отп. 112; *4* — то же, ×3; *5* — то же, ×6; *6* — отп. 27, ×3; *7* — то же, ×6; *8* — фрагмент отпечатка 10а, ×10; *9* — отп. 80а, ×3; *10* — отп. 10; *11* — то же, ×3; *12* — отп. 13; *13* — то же, ×3; *14* — отп. 66, ×3.

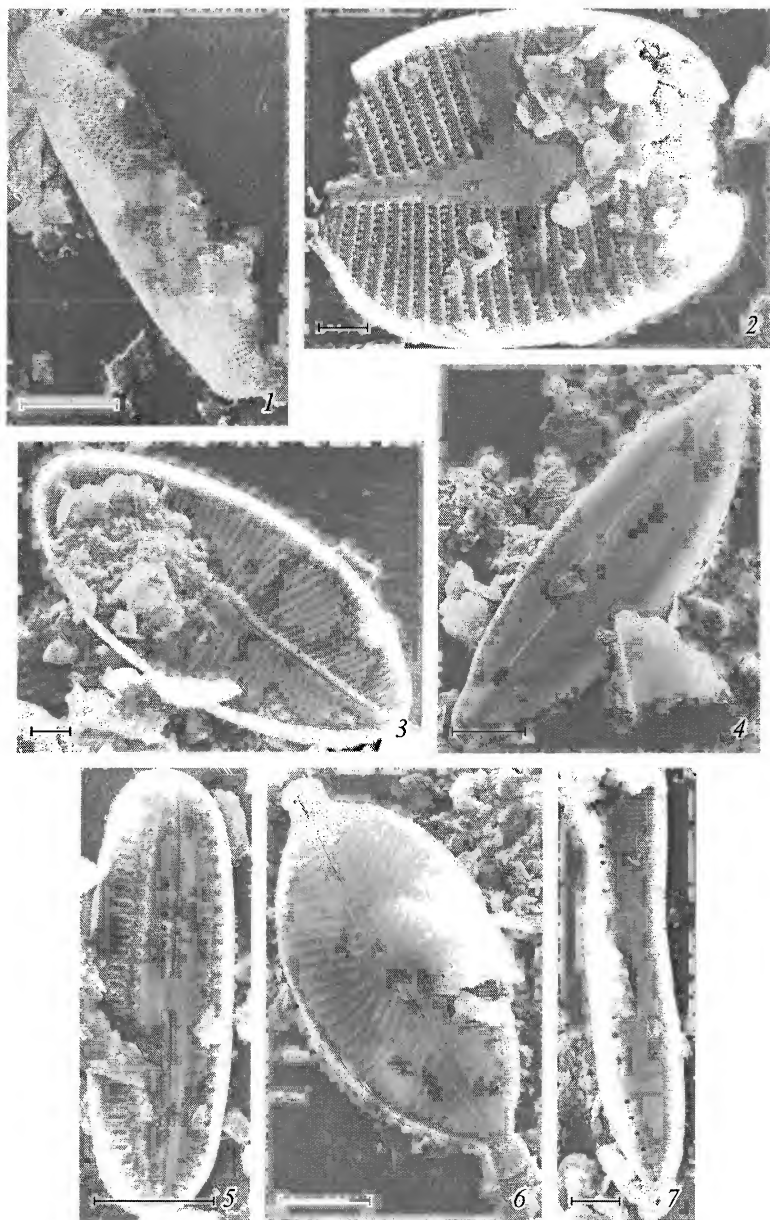


Таблица I.

1 — *Achnanthes subexigua*, *2* — *Achnanthes* cf. *hintzii*, *3* — *Cavinula mollicula*, *4* — *Cymbopleura sublanceolata* var. *javanica*, *5* — *Fallacia tenera*, *6* — *Geissleria tringvallae*, *7* — *Eunotia steneckei*, *8* — *Hantzschia calcifuga* (СЭМ). *1*, *4* — створка с наружной поверхности; *2*, *3*, *5*—*8* — створка с внутренней поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1*, *4*—*7* — 5; *2*, *3* — 1.

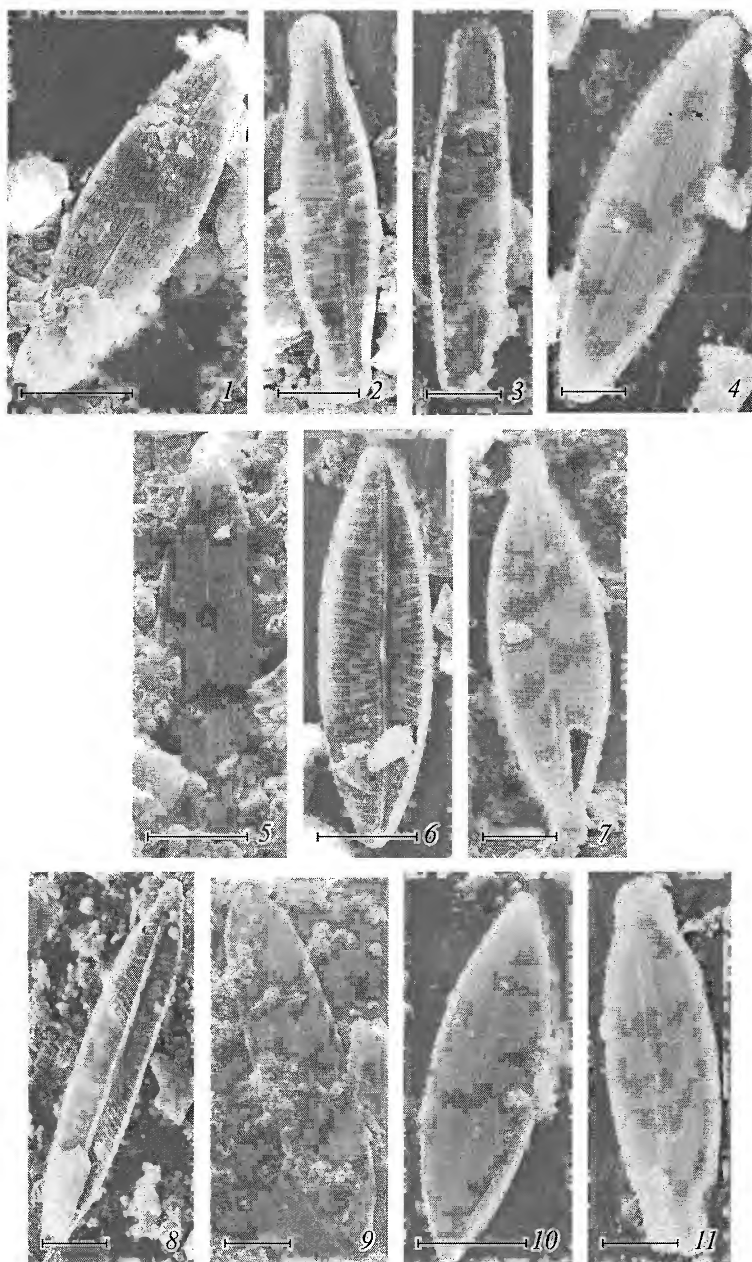


Таблица II.

1, 2 — *Hippodonta coxiae*; *3* — *H. pseidopinnularia*; *4* — *Navicula catalanogermanica*; *5* — *N. cryptotenelloides*; *6* — *N. leistikowii*; *7* — *N. supergregaria*; *8, 9* — *N. viridulacalcis*; *10* — *Navicula* cf. *wygaschii*; *11* — *Naviculadicta* cf. *stauroneiodes* (СЭМ). *1, 4, 5, 7, 9—11* — створка с наружной поверхности; *2, 3, 6, 8* — створка с внутренней поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1—7, 10, 11* — 5; *8, 9* — 10.

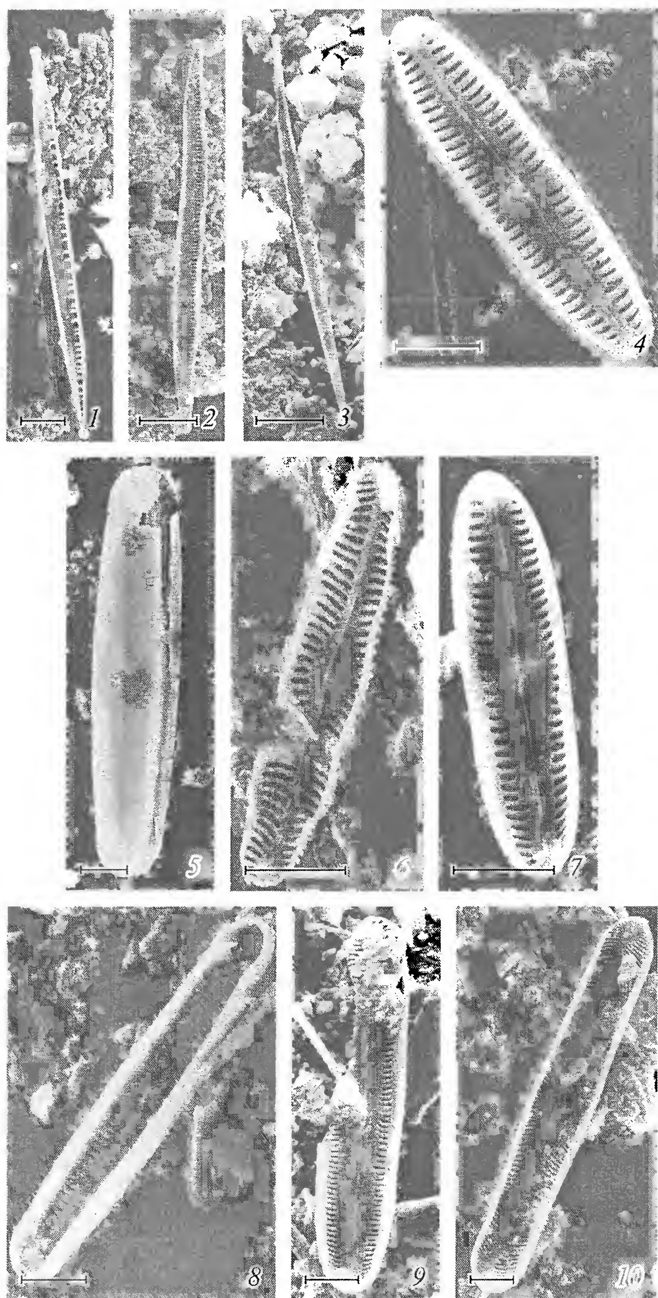


Таблица III.

1 — *Nitzschia flexa*, *2* — *N. flexoides*, *3* — *N. pumila*, *4* — *Pinnularia eifelana*, *5* — *P. parvulissima*, *6* — *P. pulchra* var. *subtilis*, *7* — *P. rupestis* var. *cuneata*, *8* — *Pinnularia* cf. *similis*, *9* — *P. subcommutata*, *10* — *P. subgibba* (СЭМ). *1*—*4*, *6*—*10* — створка с внутренней поверхности; *5* — створка с наружной поверхности. Масштабная линейка — 10 мкм.

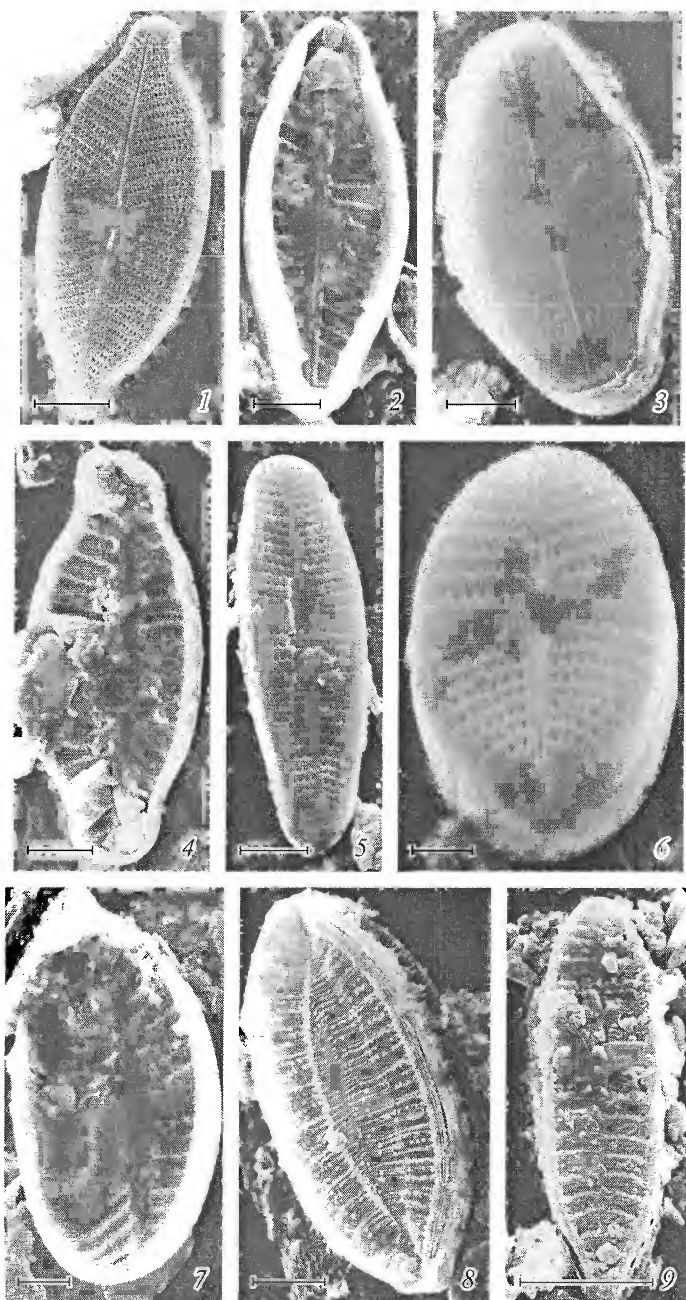


Таблица IV.

1 — *Placoneis constans* var. *symmetrica*; *2* — *Planothidium biporomum*; *3*, *4* — *P. granum*; *5* — *Psammothidium abundans*; *6*, *7* — *P. lanenbirgiana*; *8* — *Surirella brebissonii* var. *punctata*; *9* — *S. terricola* (СЭМ). *1*, *3*, *5*, *6*, *8*, *9* — створка с наружной поверхности; *2*, *4*, *7* — створка с внутренней поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1*—*5*; *2*, *4*, *5* — 2; *3*, *6*, *7* — 1; *8*, *9* — 10.

показателем доли зеаксантина в общем пуле пигментов ВКЦ. Чем больше эта величина, тем большее количество виолаксантина превращается в зеаксантин, способный диссипировать световую энергию в виде тепла (Demmig, Björkman, 1987; Demmig-Adams, Adams, 1992).

В марте деэпоксидированное состояние пигментов ВКЦ в хвое *Abies sibirica, Juniperus communis* и *Picea abies* достигало 30 %, тогда как в июле не превышало 1 %. Мы полагаем, что усиление де-эпоксидации виолаксантина ранней весной защищает фотосинтетический аппарат хвойных от фотоингибирования. В марте существенно повышается поступление солнечной радиации, но низкая температура (среднедневная температура не выше –6 °С) тормозит фотосинтетический метаболизм. Поэтому избыток энергии должен быть диссипирован. В противном случае это может вызвать фотодинамическое разрушение фотосинтетического аппарата.

Сведения об активации ВКЦ и возрастании концентрации зеаксантина в пигментном аппарате вечнозеленых растений приводятся в работах ряда авторов. По данным С. Ottander с соавт. (1995), в молодой хвое *Pinus sylvestris* наибольшие концентрации пигментов ВКЦ наблюдались в конце зимы—начале весны (февраль—март), когда температура воздуха составляла –15— –20 °С. Это совпадало с минимальным уровнем эпоксидации пигментов ВКЦ (обратным превращением зеаксантина в виолаксантин). В. Logan с соавт. (1998) показал двукратное увеличение концентрации пигментов ВКЦ у полностью и частично затененных растений вечнозеленого кустарника *Mahonia repens* в зимний период при температуре воздуха около –10 °С. Исследования каротиноидов у 3 вечнозеленых видов (*Pashysandra terminalis, Thuja occidentalis, Buxus sempervirens*), интродуцированных в Ботаническом саду БИН РАН (С.-Петербург), выявили возрастание пигментов — участников ВКЦ и/или накопление вторичных каротиноидов, предшественником которых является зеаксантин, в ранневесенний период (Шерстнева и др., 2008).

Виды, обитающие в травяно-кустарничковом ярусе (*Vaccinium vitis-idaea*, *Ajuga reptans* и *Pyrola rotundifolia*), перезимовывают под толщей снежного покрова (до 80—100 см), который обычно устанавливается в ноябре и сохраняется почти до конца мая.

Как показано на рис. 3, в июне в пигментном аппарате вновь сформировавшихся листьев *Ajuga reptans* присутствовал зеаксантин, тогда как методом тонкослой-

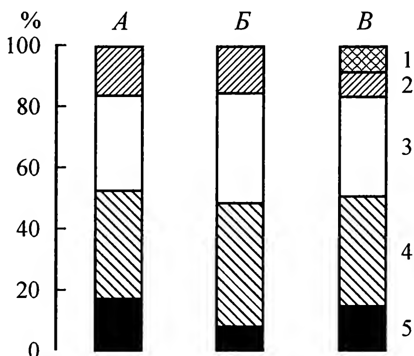


Рис. 3. Относительное содержание каротиноидов в листьях зимне- и вечнозеленых растений, %, июнь 2006 г.

Пигменты: 1 — зеаксантин, 2 — неоксантин 3 — лютеин, 4 — виолаксантин, 5 — β-каротин. Виды: *А* — *Vaccinium vitis-idaea*, *Б* — *Pyrola rotundifolia*, *В* — *Ajuga reptans*.

ной хроматографии в спектре каротиноидов *Pyrola rotundifolia* и *Vaccinium vitis-idaea* он не был обнаружен, возможно, из-за низкого содержания. Для этих 2 видов характерно сравнительно высокое содержание неоксантина. Считается, что неоксантин образуется из виолаксантина путем перестройки одной эпокси-группы в 5-гидрокси-группу (Ладыгин, 2000). В отсутствии зеаксантина накопление неоксантина как активного антиоксиданта может свидетельствовать об интенсивном функционировании антиоксидантной системы. Кроме того, ксантофилл неоксантин выполняет светособирающую функцию (Ладыгин, Ширшикова, 2006). Полученные результаты позволяют предположить, что в кожистых, с хорошо развитой кутикулой листьях *Vaccinium vitis-idaea* и глянцевитых листьях *Pyrola rotundifolia* неоксантин участвует в защите фотосинтетического аппарата от стрессорных воздействий. Вместе с тем каротиноиды выступают в роли энергетической антенны, адсорбирующей свет в сине-зеленой части спектра (400—550 нм), где поглощение хлорофиллами минимальное, и переносящей электроны в возбужденном состоянии к реакционным центрам. Это расширяет спектральный диапазон, используемый для фотосинтеза, при низкой освещенности в местообитаниях под лесным пологом.

Ранее нами уже отмечалось наличие зеаксантина в листьях теневыносливого вида *Ajuga reptans* в летнее время (июль), когда содержание зеленых пигментов достигает максимума (Дымова, Головко, 2007). По-видимому, де-эпоксидация пигментов ВКЦ связана с проникновением под полог сильного света в момент появления солнечных бликов. В этом случае зеаксантин выполняет роль основного гасителя триплетного состояния хлорофилла и предотвращает фотоингибирование фотосинтеза в тонких мезофитных листьях растений *Ajuga reptans*, предпочитающих затененные местообитания в хвойно-мелколиственных разнотравных сообществах.

Итак, фотосинтетический аппарат вечно- и зимне-зеленых растений, обитающих в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока, сохраняет достаточно высокий фонд пигментов в течение всего года, что можно рассматривать как один из способов адаптации данной группы растений к произрастанию в условиях холодного климата. Благодаря этому растения холодного климата компенсируют короткий вегетационный период возможностью фотосинтезировать с ранней весны до поздней осени. По амплитуде варьирования фонда зеленых пигментов в течение года исследованные виды располагаются в следующем порядке: *Ajuga reptans* > *Pyrola rotundifolia* > *Vaccinium vitis-idaea* > *Abies sibirica* > *Juniperus communis* > *Picea abies.* У большинства видов максимум накопления хлорофиллов отмечали в летне-осенний, а минимум — в зимне-весенний период. Сохранности фотосинтетического аппарата на уровне пигментного комплекса в ранневесенний период способствовало накопление вечнозелеными хвойными видами одного из компонентов виолаксантинового цикла — зеаксантина, играющего ключевую роль в защите пигментов от фоторазрушения в условиях низких температур и избыточной инсоляции. Физиологические защитные реакции от фотоингибирования у растений травяно-кустарничкого яруса имели различия. При адаптации теневыносливого растения *Ajuga reptans* к кратковременному повышению освещенности возрастает количество зеаксантина, способствующего тепловой диссипации излишка световой энергии. У видов с толстыми кожистыми (*Vaccinium vitis-idaea*) и глянцевитыми (*Pyrola rotundifolia*) листьями в защите могут участвовать другие механизмы. Множественность механизмов защитных реакций обусловливает повышение устойчивости фотосинтетического аппарата исследованных видов растений.

Благодарности

Авторы признательны А. И. Патову за ценные консультации и помощь в определении возрастных характеристик древесных видов растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00436).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Годнев Т. Н., Ходасевич Э. В., Арнаутова А. И. О характере сезонных изменений в содержании и соотношении пигментов у хвойных в естественных условиях в связи с температурой воздуха // Физиол. раст. 1969. Т. 16. Вып. 1. С. 102—105.

Дымова О. В., Головко Т. К. Состояние пигментного аппарата растений живучки ползучей в связи с адаптацией к световым условиям произрастания // Физиол. раст. 2007. Т. 54. № 1. С. 47—53.

Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / Под ред. К. С. Бобковой, Э. П. Галенко. СПб., 2006. 337 с.

Корнюшенко Г. А., Сапожников Д. И. Методика определения каротиноидов зеленого листа с помощью тонкослойной хроматографии // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л., 1969. С. 181—192.

Ладанова Н. В., Тужилкина В. В. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвои ели сибирской. Сыктывкар, 1992. 100 с.

Ладыгин В. Г. Биосинтез каротиноидов в хлоропластах водорослей и высших растений // Физиол. раст. 2000. Т. 47. № 6. С. 904—923.

Ладыгин В. Г., Ширшикова Г. Н. Современные представления о функциональной роли каротиноидов в хлоропластах эукариот // Журн. общ. биол. 2006. Т. 67. № 3. С. 163—189.

Лархер В. Экология растений. М., 1978. 384 с.

Леса Республики Коми / Под ред. Г. М. Козубова, А. И. Таскаева. М., 1999. 332 с.

Лукьянова Л. М., Локтева Т. Н., Булычева Т. М. Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики (Хибинский горный массив). Апатиты, 1986. 127 с.

Маслова Т. Г., Попова И. А., Попова О. Ф. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов // Физиол. раст. 1986. Т. 39. Вып. 6. С. 615—619.

Мишра А. Н., Латовски Д., Стржалка К. Активность ксантофиллового цикла в листьях фасоли и капусты при солевом стрессе // Физиол. раст. 2006. Т. 53. № 1. С. 113—121.

Новицкая Ю. Е., Манцырева Л. В., Трубино Г. И. Годичная динамика пигментов пластид у ели в елово-лиственных насаждениях Севера / Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения. М., 1969. С. 110—115.

Правдин Л. Ф., Щербина К. Г. Динамика содержания хлорофилла в хвое и жирность семян сосны обыкновенной разного географического происхождения // Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР. 1961. Т. 1. С. 90—98.

Приалгаускайте Л. Л. Динамика хлорофилла *a* и *b* и каротиноидов в хвое и плодах можжевельника обыкновенного // Тр. АН ЛитССР. 1962. Вып. 3 (29). С. 105—123.

Сапожников Д. И., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. и др. Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 11. С. 1586—1592.

Серебрякова Т. И., Воронин Н. С., Еленевский А. Г. и др. Ботаника с основами фитоценологии. М., 2006. 543 с.

Тужилкина В. В., Веретенников А. В. Пигменты хвои сосны и ели // Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов Европейского Севера. Л., 1981. С. 108—119.

Ходасевич Э. В. Фотосинтетический аппарат хвойных (онтогенетический аспект). Минск, 1982. 199 с.

Шерстнева О. А., Маслова Т. Г., Мамушина Н. С. и др. Структурно-функциональные показатели фотосинтетического аппарата у вечнозеленых растений в ходе круглогодичного цикла // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XX века. Матер. Всерос. конф. Ч. 6.: Экологическая физиология и биохимия растений. Интродукция растений. Петрозаводск, 2008. С. 149—152.

Ширяева Г. А. Биосинтез и динамика пигментов в хвое сосны и ели: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Л., 1967. 18 с.

Adams W. W., Demmig-Adams B., Rosenstiel T. N., Ebbert V. Dependence of photosynthesis and energy dissipation activity upon growth form and light environment during winter // Photosynthesis Research. 2001. Vol. 67. N 1—2. P. 51—62.

Cuttriss A., Pogson B. Carotenoids // Plant pigments and their manipulation / Ed. by Kevin M. Devies. Blackwell Publishing Ltd., 2004. P. 57 - 91.

Demmig B., Björkman O. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O_2 evolution in leaves of higher plants // Planta. 1987. Vol. 171. N 2. P. 171—184.

Demmig B., Winter K., Kruger A., Czygan F.-C. Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves // Plant Physiol. 1987. Vol. 84. P. 218—224.

Demmig-Adams B., Adams W. W. Carotenoid composition in sun and shade leaves of plants with different life form // Plant, Cell and Environment. 1992. Vol. 15. N 4. P. 411—419.

Ensminger I., Sveshnikov D., Campbell D. A. et al. Intermittent low temperatures constrain spring recovery of photosynthesis in boreal Scots Pine forests // Global Change Biology. 2004. Vol. 10. P. 1—14.

Logan B. A., Grace S. C., Adams III W. W., Demmig-Adams B. Seasonal differences in xanthophylls cycle characteristics and antioxidants in *Mahonia repens* growing in different light environments // Oecologia. 1998. Vol. 116. P. 9—17.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids — pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzimology. 1987. Vol. 148. P. 350—382.

Martz F., Sutinen M-L., Derome K. et al. Effects of ultraviolet (UV) exclusion on the seasonal concentration of photosynthetic and UV-screening pigments in Scots Pine needles // Global Change Biology. 2007. Vol. 13. P. 252—265.

Ottander C., Campbell D., Öquist G. Seasonal changes in photosystem II organization and pigment composition in *Pinus sylvestris* // Planta. 1995. Vol. 197. P. 176—183.

Schindler C., Lichtenthaler H. K. Photosynthetic CO_2-assimilation, chlorophyll fluorescence and zeaxanthin accumulation in field grown maple trees in the course of a sunny and cloudy day // J. Plant. Physiol. 1996. Vol. 148. P. 399—412.

SUMMARY

The seasonal dynamics of photosynthetic pigments was studied in the leaves of 4 evergreen (*Vaccinium vitis-idaea, Abies sibirica, Juniperus communis, Picea abies*) and 2 wintergreen plants (*Ajuga reptans, Pyrola rotundifolia*) growing in the middle taiga subzone of the European North-East. Maximum of the pigments content was revealed in the late summer in the most of species. The pigment pool was decreased by 15—30 % by the early in spring. Zeaxanthin accumulation protect the photosynthetic apparatus from low temperatures and excessive sunlight in March.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.394

© А. В. Ваганов

ОБЗОР РОДА *CRYPTOGRAMMA* (*CRYPTOGRAMMACEAE*) ВО ФЛОРЕ РОССИИ

A. V. VAGANOV. A REVIEW OF THE GENUS *CRYPTOGRAMMA* (*CRYPTOGRAMMACEAE*) IN THE FLORA OF RUSSIA

Алтайский государственный университет,
Южно-Сибирский ботанический сад
656099 Барнаул, пр. Ленина, 61
E-mail: vaganov_vav@mail.ru
Поступила 10.04.2008
Окончательный вариант получен 16.06.2009

Для территории России приведены 6 видов рода *Cryptogramma*. Даны их описания, ключ для определения. Приведены карты распространения для каждого вида на территории России.
Ключевые слова: *Cryptogramma*, флора России, систематика, географическое распространение.

Критическая ревизия гербарных коллекций по роду *Cryptogramma* в гербариях LE, MW, ALTB, NSK, NS, TK, SVER, VLA, KRAS позволила провести полный обзор данного рода на территории России. Проведенные работы позволили уточнить систематические признаки и выявить точное распространение видов по данной территории.

Для территории России и бывшего СССР ранее приводилось 4 вида рода *Cryptogramma* — *C. crispa* (L.) R. Br., *C. stelleri* (S. G. Gmel.) Prantl, *C. raddeana* Fomin и *C. acrostichoides* R. Br. (Фомин, 1930, 1934; Шмаков, 1999). По нашим данным, на этой территории произрастают еще 2 вида — *C. sitchensis* (Rupr.) T. Moore и *C. gorovoii* A. Vaganov et Shmakov.

Среди гербарного материала по роду *Cryptogramma* детального исследования потребовали образцы *C. acrostichoides*. Этот вид произрастает на территории России в северной части Магаданской обл. и на п-ове Камчатка, он представлен также в Северной Америке. Данные материалов гербариев, анализ описаний вида во флоре Северной Америки (Alverson, 1993) и русскоязычных флорах (Фомин, 1930, 1934; Ворошилов, 1966; Хохряков, 1985) позволили выделить отдельные образцы, определенные как *C. acrostichoides*, которые, однако, отличались от типичных растений этого вида по ряду признаков. Эти признаки оказались схожими с признаками североамериканского вида *C. sitchensis*. Особенно важны были наличие двуцветных чешуй совместно с одноцветными на одном растении, их месторасположение на черешке, степень рассеченности вай, наличие второго типа вегетативных вай и форма конечных долей вегетативных вай.

В гербарном материале Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН РАН) (LE) имеются образцы с Камчатки, определенные в 1964 г. Е. Г. Победимовой как *C. sitchensis*. Это определение вида нами было подтверждено. На территории Северной Америки *C. sitchensis* распространена в северо-западной части (американское

название — папоротник Аляски) и нельзя отрицать возможности контакта в прошлом дальневосточных и североамериканских популяций вида *C. sitchensis*.

Cryptogramma R. Br. ex Richards. 1823, in Franklin, Narr. Journey Polar Sea: 767; Крылов, 1927, Фл. Зап. Сиб. 1 : 41; Фомин, 1930, во Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 5 : 163; он же, 1934, во Фл. СССР 1 : 77; Говорухин, 1937, во Фл. Урала: 55; Попов, 1957, во Фл. Ср. Сиб. 1 : 28; Толмачев, 1960, в Арктич. фл. СССР: 32; он же, 1974, во Фл. Сев.-Вост. европ. части СССР 1 : 45, рис. 26; Грубов, 1963, в Раст. Центр. Азии 1 : 75; он же, 1982, Опред. сосуд. раст. Монгол.: 22; Бобров, 1974, во Фл. европ. части СССР 1 : 91; Бусик, 1979, во Фл. Центр. Сиб. 1 : 36; Ворошилов, 1982, Опред. раст. Сов. Дальн. Вост.: 20; Красноборов, 1988, во Фл. Сиб. 1 : 70; Цвелёв, 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5 : 26; Губанов, 1996, Консп. фл. Внешн. Монгол.: 12; Шмаков, 1999, Опред. папорот. России: 25; он же, 2005, Флора Алтая 1 : 168. — *Allosorus* Bernh., 1806, Schrad. Neu. Journ. 1, 2 : 36, p. p.; Ledeb., 1853, Fl. Ross. 4 : 525. — *Phorolobus* Desv., 1827, Mém. Soc. Linn. Paris 6 : 291.

Некрупные папоротники с диморфными (либо частично диморфными), дважды-четырежды перистораздельными вайями. Сорусы располагаются по краю и вблизи края конечных долей спороносных вай, непрерывны и прикрыты завернутым краем листа (псевдоиндузием). Неспороносящее окончание в верхней части конечной доли спороносной вайи отсутствует. Жилкование анадромное. В черешке листа один или два проводящих пучка. Споры тетраэдрические. n = 29, 30, 60.

Тип: *C. crispa* (L.) R. Br. ex Richards.

9 видов, распространенных главным образом в северном полушарии, но так же и в южном (Южная Америка), преимущественно в высокогорных районах. Для территории России известны 6 видов.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *CRYPTOGRAMMA*

1. Вайи отходят по одной от длинного ползучего корневища . . . . 6. *C. stelleri*
— Вайи отходят пучком от верхушки косого корневища 2
2. Чешуи большей частью или все двуцветные (темно-бурые (до черных) со светлыми краями) . . . 3
— Чешуи одноцветные (светло-бурые и бурые) 4
3. Чешуи ланцетные или узколанцетные, сближены к основанию черешка, всегда двуцветные . . . . 4. *C. acrostichoides*
— Чешуи ланцетные или широколанцетные, распределены по всему черешку вплоть до основания, двуцветные и одноцветные (светло-бурые) . . . . 5. *C. sitchensis*
4. Оси пластинок спороносных вай крылатые, конечные доли спороносных вай на крылатых черешках, сближены, края псевдоиндузия крупноволнистые, несимметричные, чешуи бурые . . . . 2. *C. gorovoii*
— Оси пластинок спороносных вай не крылатые, края псевдоиндузия ровные, симметричные, чешуи светло-бурые. 5
5. Конечные доли вегетативных вай линейные, конечные жилки почти дихотомически ветвящиеся, четко выражены . . . . 3. *C. raddeana*
— Конечные доли вегетатиных вай никогда не линейны, жилки не четко выражены . . . . 1. *C. crispa*

Subgen 1. *Cryptogramma*. — Plantae rhizomate brevi, obliquo. Frondes fasciculatae, diffusi. — Растения с коротким косым корневищем. Вайи собраны пучком, раскидистые.

Тип: *C. crispa* (L.) R. Br. ex Richards.

Sect. 1. *Cryptogramma*. — sect. *Eucryptogramme* Prantl. l. c. 1. 4. : 279. — Squamae unicolores. — Чешуи одноцветные.

Тип: *C. crispa* (L.) R. Br. ex Richards.

1. *C. crispa* (L.) R. Br., 1823, in Richards. Bot. App. 7 to Franklin, Narr. Journey: 767; Фомин, 1913, Фл. Кавказа: 153; он же, 1930, Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 5 : 164, p. p.; он

же, 1934, во Фл. СССР, 1 : 77; Крылов, 1927, во Фл. Зап. Сиб. 1 : 41; Перфильев, 1934, Фл. Сев. 1 : 46; Говорухин, 1937, во Фл. Урала: 55; Колаковский, 1938, Фл. Абхазии 1 : 35; он же, 1980, Фл. Абхазии, изд. 2, 1 : 43; Станков, Талиев, 1949, Опред. высш. раст. европ. части СССР: 90; Толмачев, 1960, в Арктич. Фл. СССР 1 : 33; он же, 1974, во Фл. Сев.-Вост. европ. части СССР 1 : 45, рис. 25; Бобров, 1974, во Фл. европ. части СССР 1 : 92; Раменская, Андреева, 1982, Опред. высш. раст. Мурм. обл. и Карелии: 36; Красноборов, 1988, во Фл. Сиб. 1 : 71, таб. 9, фиг. 1; Цвелёв, 1989, Новости сист. высш. раст. 26 : 9—10; Горчаковский и др., 1994, Опред. сосуд. раст. Ср. Урала: 39; Овеснов, 1997, Консп. фл. Пермской обл.: 24; Шмаков, 1999, Опред. папорот. России: 25, рис. 11, фиг. 4, p. p.; Кудряшова, 2003, в Консп. фл. Кавказа 1 : 153. — *Osmunda crispa* L., 1753, Sp. Pl.: 1067. — *Pteris tenuifolia* Lam. 1778, Fl. France 1 : 13. — *P. crispa* (L.) All., 1785, Fl. Pedem. 2 : 284. — *Acrostichum crispum* (L.) Vill., 1789, Hist. Pl. Dauph. 3 : 838. — *Polypodium crispum* Roth, 1794, Usteri Neu. Ann. 2, 10 : 56. — *Onoclea crispa* (L.) Hoffm., 1795, Deutschl. Fl. 2 : 11. — *Osmunda rupestris* Salisb, 1796, Prod.: 402. — *Allosorus crispus* Bernh., 1806, Schrad. Journ. 1, 2 : 36. — *Blechnum crispum* (L.) Hartm., 1820, Handb. Skand. Fl.: 372. — *Stegania onocleoides* Gray, 1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2 : 16. — *Phorolobus crispus* (L.) Desv., 1827, Prodr.: 291. — *Struthiopteris crispa* (L.) Wallr., 1831, Fl. Cr. Germ. 1 : 27. — Криптограмма курчавая.

Растение до 30 см выс., голое, с коротким косым корневищем, от которого отходят пучки вай, отчасти зимующих. Черешки обычно в 1.5—2.5 раза длиннее пластинки, желтовато-бурые (зеленые) до золотистого оттенка (соломенного), у основания коричневые, с ланцетными или широколанцетными одноцветными светло-бурыми чешуями. Вегетативные вайи двух типов. Пластинки вегетативных вай яйцевидные, короче спороносных, к основанию не суженные, дважды, трижды перистораздельные. Доли третьего порядка яйцевидные или продолговато-яйцевидные, самые верхние на слегка крылатых черешках. Доли второго порядка яйцевидные, продолговато-яйцевидные, перисто-лопастные или перистораздельные. Конечные дольки в одном случае овально-продолговатые или обратнояйцевидные, к основанию клиновидно суженные, перисто-лопастные — 2—6 мм дл. и 1—5 мм шир. Конечные дольки во втором случае овальные или овально-продолговатые, по краю мелкогородчатые. Пластинки спороносных вай дважды, трижды перисторассеченные, оси их в большинстве случаев не крылатые. Конечные дольки продолговато-линейные, 2—8 мм дл. и 1—2 мм шир, на черешках, иногда слегка крылатых. Жилки слабо выражены, невыступающие, имеют некрупные утолщения у верхушек. Сорусы эллиптические, расположены вдоль края конечных долек и полностью прикрыты завернутым краем листа (псевдоиндузием). Споры выпукло-тетраэдральные, по граням слегка вогнутые, снаружи мелкозернистые, ребра слабо выражены, 2n = 120.

Описан из Европы (Великобритания, Швейцария).

Лектотип — Junsell a. Jarvis, 1994, Nord. J. Bot. 14, 2 : 148: «Adianthum alb. floridu s. Filicula petraea crispa Plukenet, Phytografia t. 3, f. 2 (1691)».

Скалы, затененные места, каменистые и щебнистые склоны (не встречается на выходах извястняка), осыпи.

Россия: Республика Дагестан, Республика Ингушетия, Республика Кабардино-Балкария, Карачаево-Черкесская Республика, Республика Коми, Республика Северная Осетия, Краснодарский край, Пермский край, Архангельская обл., Вологодская обл., Мурманская обл., Свердловская обл., Ханты-Мансийский АО (рис. 1).

Республика Дагестан: пос. Тингуда, верховье р. Самур, между поселками Цахур и Гельмец, ущелье р. Цемн-ор (гора Тланата), между реками Мулларчай (Уллу-

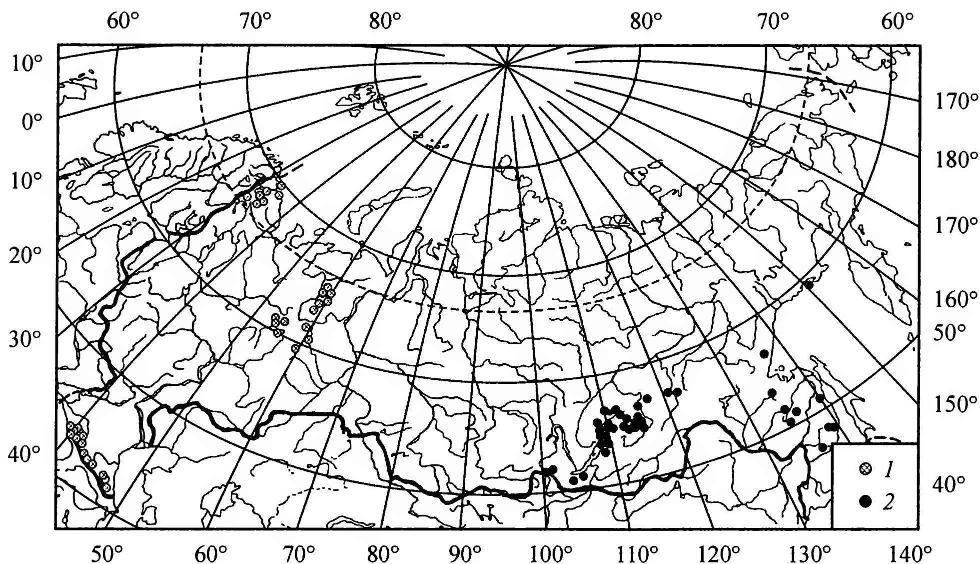


Рис. 1. Распространение в пределах России *Cryptogramma crispa* (*1*) и *C. raddeana* (*2*).

чай) и Чехычай (Чирахай); **Республика Ингушетия:** верховье р. Шали; **Республика Кабардино-Балкария:** р. Гезевцик; **Карачаево-Черкесская Республика:** верховье р. Теберда, р. Алибек, р. Б. Лаба (окр. пос. Пхия); **Республика Коми:** гора Сабля, верховье р. Щугор, р. Илыч, хр. Тулымский камень; **Республика Северная Осетия:** р. Фиагдон, гора Казбек, бассейн р. Ардон (левый борт Цейского ущелья); **Краснодарский край:** истоки р. Мзымта (гора Адзитуко), оз. Кардабач, истоки р. Киша, р. Бадук, р. Чилипсы, гора Абаго, гора Ассара, гора Тыбга, верховье р. Уруштен, верховье р. Шахе, окр. пос. Красная Поляна (хр. Ачишхо); **Пермский край:** между реками Кама и Вишера, верховье р. Южная Кельтма, истоки р. Вишера, верховья рек Тимшер и Лупья; **Архангельская обл.; Вологодская обл.; Мурманская обл.:** горы Хибины (гора Юкспор, гора Ловчорр), п-ов Рыбачий, о-в Кильдин, Кандалакшские горы (ущелья Темных озер), гора Лувеньгские тундры, р. Печа, пос. Куолаярви, окр. г. Зашеек, Лапландский заповедник, район Нотозеро; **Свердловская обл.:** гора Конжаковский Камень, истоки р. Ивдель, Неройка, перевал Сундук, ледник Обручева; **Ханты-Мансийский АО:** верховье р. Манья. — **Общее распространение:** Сканд., Атл., Евр., Урал, Средиз. (горы), Кавказ, Малая Азия (Иран, Афганистан, Турция).

2. *C. gorovoii* A. Vaganov et Shmakov, 2007, Turczaninowia 1 : 5. — *Cryptogramma crispa* var. *japonica* Miyabe et Kudo, 1930, Fl. Hokk. a. Saghal. 1 : 37, non *C. japonica* (Thunb.) Prantl. — *C. acrostichoides* auct. non. R. Br.: Ворошилов, 1966, Опред. раст. сов. Дальн. Вост.: 25, p. p.; Воробьев, 1974, Опред. высш. раст. Сах. и Курил. ост.: 38. — *C. crispa* auct. non. (L.) R. Br.: Ворошилов, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост.: 21, p. p.; Цвелёв, 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5 : 26, p. p.; Iwatsuki, 1995, Fl. Jap.: 79; Шмаков, 1999, Опред. папорот. России : 25, p. p; Смирнов, 2006, Опр. сосуд. спор. раст. Сах.: 35. — К. Горового.

Растение до 30 см выс., голое, с коротким косым корневищем. Вайи тонкие, собраны пучком, раскидистые. Черешок обычно в 1.5—2 раза длиннее пластинки, в нижней части золотисто-соломенного (до бурого) цвета, у основания (реже по всей длине) с ланцетными, одноцветными бурыми чешуями. Вегетативные вайи

короче спороносных. Пластинки вегетативных вай яйцевидные или продолговато-яйцевидные, трижды, реже дважды, перистораздельные. Доли третьего порядка яйцевидные или продолговато-яйцевидные; оси их крылатые. Доли второго порядка перисто-лопастные или перистораздельные, яйцевидные или продолговато-яйцевидные. Конечные дольки вегетативных вай овально-продолговатые или яйцевидные, тупые (реже остроконечные), на концах рассеяннogородчатые, либо продолговато-овальные, городчатые, к основанию клиновидно суженные, 3—6 мм дл. и 1.5—3 мм шир. Пластинки спороносных вай дважды перистораздельные, оси их крылатые. Конечные дольки продолговато-ланцетные (до линейных), 2—10 мм дл. и 1—2 мм шир. Конечные доли спороносных вай сближены. Края псевдоиндузия несимметричны, крупноволнистые. Жилки слегка выступающие, имеют некрупные утолщения у верхушек. Сорусы эллиптические, расположены вдоль края конечных долек спороносных вай и полностью прикрыты завернутым краем листа (псевдоиндузием). Споры выпукло-тетраэдральные, снаружи крупнозернистые, ребра четко выражены, n = 30?

Описан с Дальнего Востока.

Т и п: «Сахалинская обл., горы Ламонон, западное побережье, россыпи горы Игара, 13 VIII 1966, № 11903/1966, Павлова, Панков» (ALTB).

Скалы, каменистые и щебнистые склоны.

Россия: Сахалинская обл., о-в Шикотан, о-в Кунашир (рис. 2)

Сахалинская обл.: мыс Ламанон (гора Игара), окр. пос. Заозерный (Средняя гора, Каменистая гора (или гора Исияма)), ст. Заозерная (гора Клокова), бассейн р. Котан (гора Котан), бассейн р. Нитой (гора Мару-Яма), гора Октябрьская, окр. пос. Усть-Пугачево, гора Хоронай-Хогаку, гора Каракульчан; **о-в Шикотан:** гора

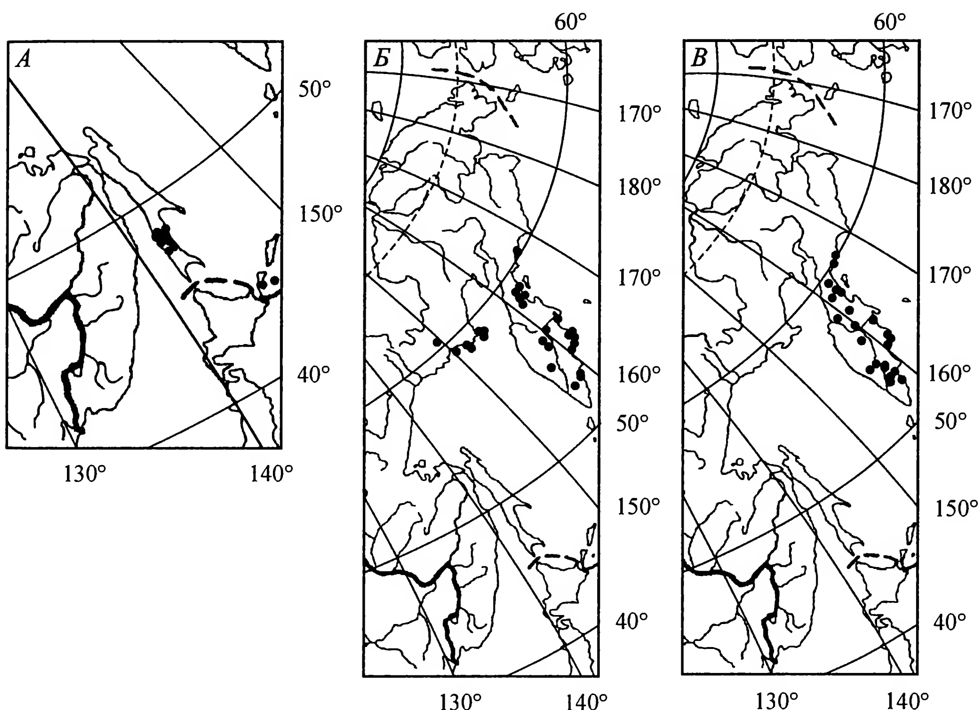


Рис. 2. Распространение в пределах России *Cryptogramma gorovoii* (*А*), *C. acrostichoides* (*Б*) и *C. sitchensis* (*В*).

Шикотан, окр. пос. Мало-Курильск; **о-в Кунашир:** выс. 677.4 м. — **Общее распространение:** Япония, Россия (Дальний Восток (о-в Сахалин, о-в Шикотан, о-в Кунашир)).

3. *C. raddeana* Fomin, 1929, Весн. Киів. бот. саду 10 : 36; Фомин, 1930, во Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 5 : 169; он же, 1934, во Фл. СССР, 1 : 78; Малышев, 1965, Высокогор. фл. Вост. Саяна: 49; он же, 1968, Опред. высокогор. раст. Юж. Сиб.: 27; Малышев, 1972, Высокогор. фл. Станового нагорья : 40; Воробьев, 1966, Опред. раст. Приморья и Приамурья: 37, таб. 14, фиг. 2; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост.: 25; он же, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост.: 21; Попов, Бусик, 1966, Консп. фл. побереж. оз. Байкал: 19; Сергиевская, 1966, Фл. Заб. 1 : 34; Бусик, 1974, Эндем. высокогор. раст. Сев. Азии: 5; Бусик, 1979, во Фл. Центр. Сиб. 1 : 36; Гуреева, 1984, Папорот. во фл. Юж. Сиб.: 15; она же, 2001, Равноспор. папорот. Юж. Сиб.: 16; Хохряков, 1985, Фл. Магаданской обл.: 25, рис. 14, фиг 2; Шлотгауэр, 1986, Новости сист. высш. раст. 23 : 264; Красноборов, 1988, во Фл. Сиб. 1 : 71, таб. 9, фиг. 2; Вышин, 1990, Сосуд. раст. высогор. Сихотэ-Алиня : 21; Цвелёв, 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5 : 27, рис. 5, фиг. Б; Храпко, 1996, Папорот. юга Дальн. Вост. России: 20; Шмаков, 1999, Опред. папорот. России: 25, рис. 11, фиг. 1; Борисов и др., 2000, Фл. и фауна заповедников. Сосуд. раст. Буреинского зап.: 12; Кривобоков, 2001, Опред. раст. Бурятии: 70. — *Allosorus raddeana* Ching, 1940, Sunyatsenia 5 : 225. — *Cryptogramma crispa* (L.) R. Br. subsp. *raddeana* (Fomin) Hult., 1941, Fl. Alaska a. Yukon 1 : 41. — К. Радде.

Растение до 25 см выс., голое, с коротким косым корневищем, от которого отходят пучки вай, отчасти зимующих. Черешки обычно в 2—3 раза длиннее пластинки, в нижней области черешка (третья часть длины) с редкими, ланцетными или широколанцетными одноцветными светло-бурыми чешуями. Вегетативные вайи трижды, четырежды перистораздельные, пластинки вегетативных вай треугольно-овальные, короче спороносных. Долей третьего порядка 5—6 пар — овально-треугольных. Доли второго порядка перистораздельные, овальные или овально-треугольные. Конечные доли линейные, нечетко дихотомически разветвленные на концах. Спороносные вайи дважды, трижды перисторассеченные. Конечные доли спороносных вай линейно-ланцетные (молодые) до овально-эллиптических (взрослые), 1.5—4 мм дл. и 1—3 мм шир. Жилки выражены четко, но не утопают по отношению к поверхности вайи, имеют резкие булавовидные утолщения у верхушек. Со́русы эллиптические, расположены вдоль края конечных долек и полностью прикрыты завернутым краем листа (псевдоиндузием). Споры выпукло-тетраэдральные, снаружи крупнозернистые, зерна различной величины, ребра четко выражены.

Описан с Восточного Саяна.

Lectotypus (A. Vaganov): «In alpibus Sajanensibus ad fontes fl. Ircut, in monte Munku-Sardyk, 1859, G. Radde» (LE).

Скалы, склоны, осыпи, на крупных камнях.

Россия: Хабаровский край, Амурская обл., Иркутская обл., Читинская обл., Бурятский АО.

Республика Бурятия: истоки р. Иркут, мыс Б. Коса (оз. Байкал), р. Томпуда, истоки р. М. Коса, гора Мунку-Сардык, хр. Хамар-Дабан (верховье р. Спусковой), Голондинский хребет, Икатский хребет (Верхнеангарская котловина), Верхне-Ангарский хребет (р. Лев. Мама, р. Прав. Мама, окр. дер. Чечевок), Баргузинский хребет (р. Прав. Улюн, верховье р. Светлой, р. Таломуша, р. Акуликан, пос. Догары), Северо-Муйский хребет (ручей Девочанды, р. Нирокан, р. Самокут, Муйская доли-

на, Муйская котловина), Южно-Муйский хребет (р. Мудирикан, р. Киндикан), Байкальский хребет (хр. Сынныр, гора Черского, р. Рель, истоки р. Мужинай, истоки р. Куркула), окр. оз. Орон, п-ов Святой Нос, р. Шумилиха, р. Кудалкан, урочище Спитского; **Хабаровский край:** гора Ко (бассейн р. Хор), гора Тардоки-Яни, хр. Дуссе-Алинь (между реками Левая Бурея и Курайгачны), хр. Тонкинский становик, хр. Баджал (верховья рек Баджал, Ярап, Талиджак), верховье р. Олгакан (истоки ручья Широтный), гора Яко (между реками Анюй и Коппи), хр. Джугджур (130 км ю.-в. с. Нелькан); **Амурская обл.:** 75 км на ЮЗ от пос. Усть-Нюкжа (котловина оз. Гагынга), 90 км на З от пос. Усть-Нюкжа (верхнее течение р. Имангра); **Иркутская обл.:** ст. Выдрино (голец Мангылы), верховья рек Огнева, Никишкин ключ; **Магаданская обл.:** окр. пос. Янский; **Читинская обл.:** хр. Кодар (верховья рек Сюльбан, Апсат), Чарская долина, хр. Удокан (истоки р. Токко). — **Общее распространение:** Китай, Россия (Вост. Сиб., Дал. Восток.).

Sect. 2. Acrostichoides A. Vaganov sect. nov. — Squamae bicolores. — Чешуи двуцветные.

Тип: *C. acrostichoides* R. Br.

4. *C. acrostichoides* R. Br., 1823, in Richards. Bot. App. 7 to Franklin, Narr. Journey: 754, 767; Фомин, 1930, во Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 5 : 167, p. p.; он же, 1934, во Фл. СССР 1 : 78, p. p.; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост.: 25, p. p.; Воробьев, 1974, Опред. высш. раст. Сах. и Курил. ост.: 38, p. p.; он же, 1981, Опред. сосуд. раст. Камчат. обл.: 58, рис. 30, фиг. а, p. p.; Хохряков, 1985, Фл. Магаданской обл.: 25, рис. 14, фиг. 1; Цвелёв, 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5 : 27, рис. 5, фиг. В, p. p.; Шмаков, 1999, Опред. папорот. России : 25, рис. 11, фиг. 3, p. p.; Якубов, Чернягина, 2004, Кат. фл. Камчатки: 17. — *Allosorus acrostichoides* Speng., 1827, Syst. Veg. 4 : 66. — *Gymnogramme acrostichoides* Presl. 1836, Tent. Pterid.: 219. — *Cryptogramma crispa* Hook., 1840, Fl. Bor. Amer. 2 : 264. — *C. crispa* (L.) R. Br. subsp. *acrostichoides* (R. Br.) Hult., 1941, Fl. Alaska a. Yukon 1 : 40; Hultén, 1960, Fl. Aleut. Isl.: 55; Scoggan, 1978, Fl. Canada 2: 158. — *Allosorus foveolatus* Rupr., 1845, Distr. Crypt. Vasc. Ross.: 46; id, 1845, Beitr. Pflanzenk. Russ. Reich 3 : 525; Ledeb., 1853, Fl. Ross. 4 : 528. — *Phorolobus acrostichoides* Fée, 1850—52, Gen.: 131. — *C. crispa* (L.) R. Br. subsp. *acrostichoides* (R. Br.) C. B. Clarke. — *Cryptogramma crispa* auct. non (L.) R. Br.: Ворошилов, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост.: 21, p. p. — К. верхорядниковая.

Растение до 30 см выс., с коротким косым корневищем, от которого отходят пучки вай, отчасти зимующие. Черешки в 1.5—2 раза длиннее пластинок, желтовато-бурые (или зеленые) до золотистого оттенка (соломенного), с густо расположенными у основания ланцетными и узколанцетными темно-бурыми (до черного) чешуями с более светлыми краями (до прозрачного). Вегетативные ваи кожистые, их пластинки яйцевидные до продолговато-яйцевидных (или овально-ланцетовидных), дважды, трижды перисторассеченные. Доли третьего порядка яйцевидные или продолговато-яйцевидные. Доли второго порядка (если ваи трижды перисто-рассеченные) по форме повторяют перья. Конечные доли в числе 4—7 пар, тупые, городчатые или зубчатые (каждый 2-й зуб выражен сильнее), продолговатые, широколанцетные до овально-ланцетных, к основанию клиновидно суженные. Пластинки спороносных вай дважды (реже трижды) перисто-рассеченные, возвышаются над вегетативными ваями; конечные дольки линейные, 3—6(12) мм дл. и 1—2 мм шир. Жилки затонувшие ниже поверхности ваи. Волоски мелкие, прижатые, цилиндрические, тяготеют к срединной жилке. Сорусы эллиптические, расположены вдоль края конечных долек и прикрыты завернутым краем листа (псевдо-

индузием). Споры выпукло-тетраэдральные, по граням вогнутые, поверхность крупнозернистостая, ребра выражены слабо, 2n = 60.

Описан из Канады (о-в Ванкувер).

Тип: в Лондоне.

Скалы, каменистые склоны, часто среди кедрового или ольховникового стланика.

Россия: Камчатская обл., Магаданская обл., Корякский АО.

Камчатская обл.: г. Петропавловск-Камчатский,[1] низовье и верховье р. Камчатка (гора Ажабач), вулкан Сопка Кихпиныч,[1] мыс Козлова, Семячинское лесничество (верховье р. Семячик), Чажминское лесничество (6-й км С мыса Кроноцкий), верховье р. Правая Авача (гора Ипелька)[1], бухта Моховая, сопка Острая[1] (Елизовский р-н), горный узел Кроноцкого п-ова (долина р. Б. Чажма), Кроноцкий п-ов (мыс Каменистый, мыс Козлова), нижнее течение р. Гейзерной (у слияния с р. Шумная), гора Алнея (р. Кетачан), долина р. Быстрая (окр. пос. Эссо)[1]; **Магаданская обл.:** п-ов Пьягина (мыс Средний, залив Удачи, между устьем р. Ларих и мысом Толстый, гора Удача), бухта Нагаева, Прибрежно-Охотский р-н (пос. Янский), п-ов Кони (мыс Плоский, между устьем р. Баргаули и мысом Алевин, бассейн р. Бургаули, бассейн р. Хинджи), между мысами Яма и Пьягина, 82-й км трассы Магадан-Талон (Ольский р-н); **Корякский АО:** п-ов Говена (р. Авьенваян), верховье р. Эйваям (=Ейваям), окр. оз. Верхнее, долина р. Белая, р. Тигиль, гора Тымлат. — **Общее распространение:** Сев. Америка, Россия (Дальн. Вост.).

5. *C. sitchensis* (Rupr.) T. Moore, 1857, Index Fil.: 67; Alverson, 1993, Fl. North. America 2 : 139. — *Allosorus sitchensis* Rupr., 1845, Distr. Crypt. Vasc. Ross. 3 : 47; Ledeb., 1853, Fl. Ross. 4 : 525. — *Cryptogramma acrostichoides* R. Br. var. *sitchensis* (Rupr.) C. Chr., 1937, in Hultén, Fl. Aleut. Isl.: 51. — *C. acrostichoides* auct. non. R. Br.: Воробьев, 1981, Опред. сосуд. раст. Камчат. обл.: 58, рис. 30, фиг. а, p. p.; Цвелёв, 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5 : 27, p. p. — К. ситхинский.

Растение до 25 см выс., с коротким косым корневищем. Вайи кожистые, отчасти зимующие, собраны пучком. Черешки в 2—3 раза длиннее пластинки, желтовато-бурые (или зеленые) до золотистого, соломенного оттенка (соломенного), с расположенными у основания и по длине черешка ланцетными или широколанцетными одноцветными (светло-бурыми) и двуцветными чешуями, а также с переходными вариантами (наличие черных линий вдоль средней линии чешуйки до скопления их в черную полосу). Вегетативные вайи двух типов, кожистые, их пластинки яйцевидные до продолговато-яйцевидных (или овально-ланцетовидных), дважды-трижды перисторассеченные, а также трижды-четырежды перистораздельные. Доли третьего порядка яйцевидные или продолговато-яйцевидные. Доли второго порядка (если вайи трижды-четырежды перисто-раздельные) повторяют перья. Перышки (если вайи дважды-трижды перисторассеченные) имеют овально-продолговатую форму. Конечные доли вегетативных вай овально-ланцетные, по краю городчатые (реже зубчатые), либо конечные доли овально-продолговатые или яйцевидные, тупые или туповатые, на концах рассеяно-городчатые. Пластинки спороносных вай дважды (реже трижды) перисторассеченные, возвышаются над вегетативными вайями; конечные дольки линейные, 3—10 мм дл. и 1—3 мм шир. Жилки, затонувшие ниже поверхности вайи или слегка выступают. Волоски мелкие, прижатые, цилиндрические, тяготеют к срединной жилке. Сорусы эллиптические, расположены вдоль края конечных долек и полностью прикрыты завернутым

[1] В данных местоположениях предположительно произрастают гибриды между *C. acrostichoides* и *C. sitchensis*.

краем листа (псевдоиндузием). Споры выпукло-тетраэдральные, средней зернистости, ребра слабо выражены, 2n = 120.

Описан с о-ва Ситха (Алеутские острова).

Тип: нет сведений.

Скалы, каменистые и щебнистые склоны.

Россия: Камчатская обл., Корякский АО.

Камчатская обл.: вулкан Сопка Кихпиныч,[2] окр. пос. Пущино, р. Перевальная, оз. Паланское, долина Белой Речки (р. Тигиль), перевал из Сев. в Юж. Карагу (гора Темплум), р. Ю. Халагера, бассейн р. Авача (Авачинская губа, верховье р. Авача), окр. Тымлатских горячих ключей (40 км зап. пос. Тымлат и в окр. поселка), перевал Седанка-Еловка, гора Ипелька,[2] верховье р. Вактан (гора Юрчик), верховье р. Седанка, окр. с. Тиличики, окр. с. Медвежка, р. Панкара, окр. с. Начики, р. Левая Авача, окр. горы Плоская (верховье р. Семячик), сопка Острая[2] (ЮЗ от с. Тиличики, пос. Сосновка), бассейн р. Быстрая (окр. пос. Эссо),[2] хр. Срединный (верховье р. Эруваям (ЮЗ горы Ананкгравнен)), верховье р. Камчатка (восточный отрог Срединного хребета, между реками Юртина и Озёрная Камчатка), долина р. Б. Чажма (мыс Чажма, бухта Тихонькая (=Тихая)), бухта Фальшивая, г. Петропавловск-Камчатский,[2] окр. оз. Азабачье, между реками Средняя и Правая Воровские; **Корякский АО:** р. Карага (гора Кетгем), р. Верхняя Палана (гора Старик), окр. пос. Оссора. — **Общее распространение:** Сев. Америка, Россия (Дальний Восток (сев. ч., п-ов Камчатка)).

Subgen 2. *Homopteris* (Rupr.) Tzvel., 1989, Новости сист. высш. раст. 26 : 10. — *Allosorus* sect. *Homopteris* Rupr., 1845, Beitr. Pflanzenk. Russ. Reich. 3 : 48. — *Cryptogramma* sect. *Homopteris* (Rupr.) C. Chr., 1906, Index Fil. 13.

Растения с длинным ползучим корневищем и одиночными вайями.

Тип: *C. stelleri* (S. G. Gmel.) Prantl

6. *C. stelleri* (S. G. Gmel.) Prantl, 1882, Bot. Jahrb. 3 : 413; Крылов, 1914, Фл. Алт.: 1809; он же, 1927, во Фл. Зап. Сиб. 1 : 42; Петров, 1930, Фл. Якутии 1 : 19, рис. 9; Фомин, 1930, в части СССР: 90; Соболевская, 1953, Консп. фл. Тувы: 9; Попов, 1957, Фл. Ср. Сиб. 1 : 29; Караваев, 1958, Консп. фл. Якутии: 42; Толмачев, 1960, в Арктич. фл. СССР 1 : 33; Малышев, 1965, Высокогор. фл. Вост. Саяна: 50; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост.: 25; он же, 1982, Опред. раст. Сов. Дальн. Вост.: 21; Попов, Бусик, 1966, Консп. фл. побереж. оз. Байкал: 19; Сергиевская, 1966, Фл. Заб. 1 : 34; Малышев, 1968, Опред. высокогор. раст. Юж. Сиб.: 28; он же, 1972, Высокогор. фл. Станового нагорья: 40; Малышев, 1976, Фл. Путорана: 41; Бобров, 1974, Фл. европ. части СССР 1 : 92; Толмачев, 1974, в Опред. высш. раст. Якутии: 23; он же, 1974, Фл. Сев.-Вост. европ. части СССР 1 : 45, рис. 26; Красноборов, 1976, Высокогор. фл. Зап. Саяна: 43; он же, 1988, Фл. Сиб.: 71, таб. 9, фиг. 3; он же, 2000, Опред. раст. Новосиб. обл.: 61; Харкевич, Буч, 1976, Новости сист. высш. раст. 13 : 268; Шлотгауэр, 1978, Фл. и растит. Зап. Приохотья: 49; Бусик, 1979, во Фл. Центр. Сиб. 1 : 36; Некошнова, 1979, Опред. раст. юга Краснояр. кр.: 51; Воробьев, 1981, Опред. сосуд. раст. Камчат. обл.: 58, рис. 30, фиг. б; Положий, 1983, Фл. Краснояр. кр. 1 : 31, рис. 4, фиг. 2; Гуреева, 1984, Папорот. во фл. Юж. Сиб.: 15; она же, 2001, Равноспор. папорот. Юж. Сиб.: 17; Данилов, 1984, Опред. раст. Тувинской АССР: 30; Хохряков, 1985, Фл. Магаданской обл.: 25; Ревушкин, 1988, Высокогорн. фл. Ал-

---

[2] В данных местоположениях предположительно произрастают гибриды между *C. acrostichoides* и *C. sitchensis*.

тая: 30; Вышин, Баркалов, 1989, Бот. журн. 74, 7 : 1055; Цвелёв, 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5 : 28, рис. 5, фиг. Г, таб. 2, фиг. А; Голяков, 1994, Фл. и фауна заповедников. Сосуд раст. Олёкминского зап.: 7; Горчаковский и др., 1994, Опред. сосуд. раст. Ср. Урала: 39; Шмаков, 1995, Фл. и растит. Алтая.: 38; он же, 1999, Опред. папорот. России: 25, рис. 11, фиг. 2; он же, 2003, Опр. раст. Алтайск. кр.: 42; он же, 2005, Флора Алтая 1 : 168; Храпко, 1996, Папорот. юга Дальн. Вост. России: 20; Ревякина, 1996, Фл. Алт. края: 16; Овеснов, 1997, Консп. фл. Пермской обл.: 24; Шауло, 1988, Сосуд. раст. гос. природ. заповедника «Азас» (Тыва): 22; Анкипович, 1999, Кат. фл. Респ. Хакасия: 7; Борисов и др, 2000, Фл. и фауна заповедников. Сосуд. раст. Буреинского зап.: 12; Крапивкина, 2001, Опред. раст. Кемеров. обл.: 42; Кривобоков, 2001, Опред. раст. Бурятии: 70; Якубов, Чернягина, 2004, Кат. фл. Камчатки: 17; Смирнов, 2006, Опр. сосуд. спор. раст. Сах.: 36, p. p.; Баркалов, 2006, во Фл. рос. Дальн. Вост.: 34. — *Pteris stelleri* S. G. Gmel., 1768, Novi Comment. Acad. Sci. Petropol. 12 : 519, tab. 12, fig. 1. — *P. gracilis* Michx., 1803, Fl. Bor. Amer. 2 : 262. — *Cheilanthes gracilis* Kaulf., 1824, Enum. Fil.: 209. — *Allosorus gracilis* (Michx.) Presl, 1836, Tent. Pterid. 153; Farwell, 1919, Mich. Acad. Sci. Rep. 21 : 345. — *Pteris minuta* Turcz., 1838, Bull. Soc. Nat. Moscou : 105. — *Allosorus minutus* Turcz. ex Trautv., 1844, Pl. Imag. Fl. Ross.: 9, t. 3. — *A. stelleri* (S. G. Gmel.) Rupr., 1845, Distr. Crypt. Vasc. Ross. 3 : 47 — 48; Ledeb., 1853, Fl. Ross. 4 : 526; Мартьянов, 1923, Фл. южн. Енисея 1 : 172. — *Pellaea gracilis* (Michx.) Hook. 1858, Sp. Fil. 2 : 138, tab. 133. — *P. stelleri* (S. G. Gmel.) Bak., 1868, in Hook. et Bak. Syn. Fil.: 453. — *Cryptogramma gracilis* (Michx.) Clute, 1906, Fern Bull. 14 : 119. — К. Стеллера.

Растение до 10—15 см выс., голое, с длинным, тонким (0.5—1.5 мм толщ.) ползучим корневищем и одиночными вайями, не зимующими. Кроме полного диморфизма вай встречается частичный. Черешки более или менее равны пластинкам (или в 1.5 раза длиннее), по всей длине или в нижней части желто-бурые (до черного) или золотистые, в остальной части зеленые, блестящие, близ основания с немногими ланцетными или ланцетно-яйцевидными, легко опадающими светло-бурыми чешуями. Пластинки вегетативных вай продолговатые или овально-продолговатые (до овальных) к основанию не суженные, один раз или дважды перистораздельные, с немного крылатой у верхушки осью. Доли второго порядка в числе 4—5 (3—8) пар, продолговато-яйцевидные или продолговато-линейные, немного городчатые. Конечные доли широколанцетные или обратно-яйцевидные, слабогородчатые, в верхней половние зубчатые. Спороносные вайи дважды перисторассеченные, по форме пластинки такие же, как и вегетативные вайи. При полном диморфизме вай спороносные вайи располагаются выше вегетативных, а при частичном диморфизме конечные доли с сорусами тяготеют к вершине вайи. Конечные доли продолговато-ланцетные (до линейных), тупые, по краю волнистые, у основания сильно суженные, 3—10 мм дл. и 1.5—3 мм шир., с завернутыми на нижнюю сторону краями. Края соседних конечных долей спороносных вай могут быть сближены. Жилки слабо выражены или не выражены вовсе. Сорусы эллиптические, расположены вдоль края конечных долек и полностью прикрыты завернутым краем листа (псевдоиндузием). Споры выпукло-тетраэдральные, снаружи мелкозернистые, почти гладкие, ребра не выражены — только грани, 2n = 60.

Описан из Восточной Сибири.

Lectotypus: «Herb. Steller» (LE).

Влажные скалы, осыпи, каменистые склоны, преимущественно на обнажениях известняка и близких к нему пород.

Россия: Республика Алтай, Республика Бурятия, Республика Коми, Республика Саха (Якутия), Республика Тува, Республика Хакасия, Алтайский край, Краснояр-

ский край, Хабаровский край, Амурская обл., Иркутская обл., Камчатская обл., Кемеровская обл., Магаданская обл., Новосибирская обл., Пермская обл., Сахалинская обл., Свердловская обл., Томская обл., Челябинская обл., Читинская обл., Коми-Пермяцкий АО, Корякский АО, Таймырский АО, Ханты-Мансийский АО, Чукотский АО, Эвенкийский АО, Ямало-Ненецкий АО (рис. 3).

Республика Алтай: оз. Телецкое (окр. пос. Яйлю, Камгинский залив, залив Идып, устья рек Мал. Чили, Мал. Эстюбе, Бол. Эстюбе, Куркуре и Колдор, мыс Кокташ, мыс Чорлок), окр. пос. Акташ, гора Белькенек (сев. склон), долина р. Кеда (приток р. Куба), р. Черная Берель, р. Аргут (Узун-Бом), хр. Листвяга (долина р. Суетка), Теректинский хребет (среднее течение р. Теректа, р. Костахта), Северо-Чуйский хребет (Верхнее и Нижнее Шавлинские озера), долины рек Кайру, Кыга, Шавла, Яхан-Сору, Таште (приток р. Чебдар); **Республика Бурятия:** бассейн р. Ангара (р. Урин, окр. Бортов), Бельские гольцы (окр. пос. Ботогол), Тункинская долина (р. Халагун), Тункинский хребет (долина р. Архут), устье р. Белый Иркут, верховье р. Ока, р. Жохой, Китойский альпы (р. Таин), р. Оспа, р. Ихе-Огун, р. Маректа, р. Б. Черемшана, р. Нуху-Дабан, р. Слюдянка, р. Громатуха, р. Давшинка, гора Черского (вост. склон), мыс Б. Коса, мыс Шартла, Тункинские гольцы (р. Китой, устье р. Саганхара), Верхне-Ангарский хребет (перевал Анамакит), Баргузинский хребет (р. Шегнанда, перевал Дуван), р. Алла, верховье р. Светлой, Южно-Муйский хребет (истоки р. Баргузин, р. Уакит, р. Горбылок, р. Ципа, р. Олня), р. Витим (гора Шаман), верховье р. Быстрая, курорт Аршан, р. Убурт-Хонговдой; **Республика Коми:** гора Сабля, гора Тельпозиз, р. Щугор, р. Илыч, р. М. Печора, р. Северная Мылва (р. Сойва), р. Кожва, р. Унья, р. Нияго (низовье р. Нарма-Яхи), р. Б. Соплеск, Щепины горы; **Республика Саха (Якутия):** низовье р. Лена (р. Кумах-Сурт, р. Аякит (или Экит)), долина р. Мыгдугсик, долина р. Хугутян, окр. пос. Ыныкчан, верховье р. Томпо, р. Цигикич, тракт Теплый Ключ—Магадан (с. Нежданинское), верховье р. Туолба (гора Улахан-Самалка, верховье р. Дойду-Сала), Верхоянский хребет, р. Уйчикич, Момский хребет (р. Рассоха), низовье р. Колыма (окр. пос. Амбарчик), р. Коле, р. Гевкан, среднее течение р. Хараулах,

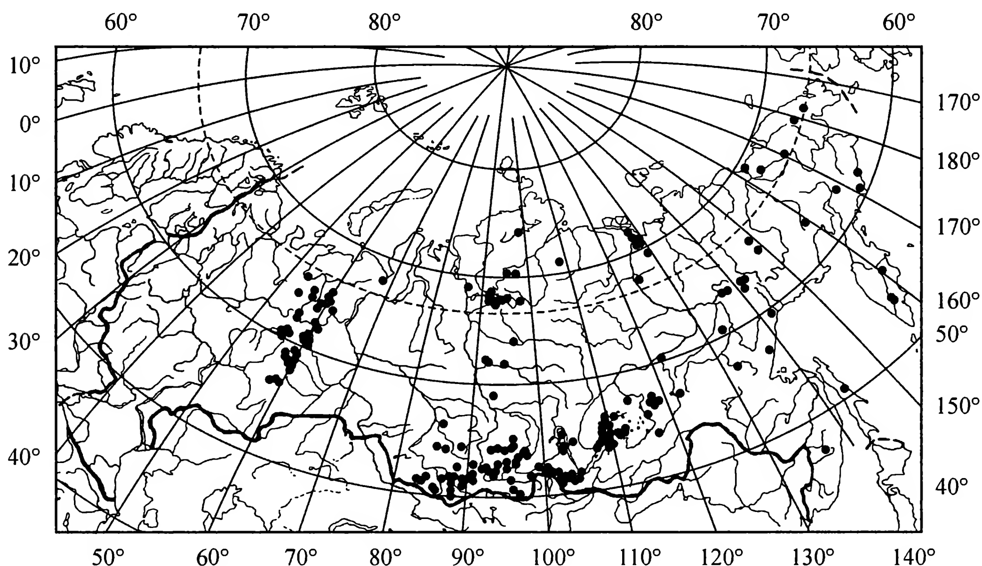


Рис. 3. Распространение в пределах России *Cryptogramma stelleri*.

хр. Амгинский, р. Ньёкчюпе, бассейн р. Нэлэгэр, устье р. Чубукулах, р. Сахтаны, р. Тигия, гора Сунтар-Хаята, р. Хогутьян, истоки р. Бургазы, р. Рассоха; **Республика Тыва:** хр. Удинский (истоки р. Изиг-Суг), хр. Таскыл (р. Бий-Хем), хр. Ергак-Таргак-Тайга (верховье р. Ак-Суг), верховье р. Аржан-Хем, плато Сой-Тайга (оз. Виластое), хр. Восточный Танну-Ола (между реками Кускунуг-Хем и Шурмак), долина р. Сыстыг-Хем (р. Айна), р. М. Енисей (окр. пос. Бельбей, верховье р. Нарын, верховье ручья Хан-Суг), между реками Белин и Чазач; **Республика Хакасия:** пос. Орджоникидзевский (р. Теплянка), верхнее течение р. Б. Абакан, гора Восточный Маный, гора Самбыл (сев. склон), хр. Сабинский, верховья рек Абакан и Мрасу; **Алтайский край:** верховье р. Сентелек, долина р. Кумир (устье ручья Осинового), долина р. Шинок; **Красноярский край:** р. Хантайка, Ойский хребет (урочище Оленья речка), нижнее течение р. Столбовая, среднее течение р. Дулькуны, верховье р. Амыл, Черное озеро (северная оконечность), верховье р. Н. Китот, верховье р. Агул, устье р. Бугровой, устье р. Н. Красная, верховье р. Кизир, Янгинский прииск, р. Белая, окр. пос. Мина, хр. Окинский, оз. Бурсугы-Нур, р. Б. Пит, окр. пос. Широссе, окр. пос. Тукшинское, р. Оленья Речка, верховье р. Кан, верховье р. Агул, окр. г. Минусинска (гора Арадан), пос. Имисское, р. Большой Он, правый берег р. Уса (ниже устья р. Буйба); **Пермский край:** р. Лупья, между реками Кама и Вишера, истоки р. Вишера, верховье р. Южная Кельтма, р. Лопья, р. Тимшер, р. Вишера, гора Камень Ветлан, между устьями рек Сухая и Копюша, р. Яйва (окр. дер. Сухая); **Хабаровский край:** гора Топко (южное плечо), истоки р. Зея, бассейн р. Хор (р. Сагды-Селанка), истоки р. Левая Бурея, хр. Лурикан (устье р. Хайкан), правый приток р. Ле(у)ктур (ранее р. Урак); **Амурская обл.:** 75 км на ЮЗ от пос. Усть-Нюкжа (верхнее течение р. Тас-Юрях); **Иркутская обл.:** пос. Корда, р. Б. Куй (приток р. Ангара), хр. Хамар-Дабан (гора Пик Черского, ст. Слюдянка, р. Лев. Мишиха, р. Б. Быстрая (р. Подкомарка)), р. Проходная, окр. пос. Култук, р. Казыр, пос. Верхняя Гутара, р. Мама (между пос. Луговским и Слюдянкой), Байкальский хребет (мыс Рытый, мыс Елохин, гора Черского (зап. макросклон)), р. Рель, р. Огнева, р. Илим, р. Черная, р. Черепаниха, р. Утулик, р. Солзан, р. Бабха, окр. пос. Шумилово, пос. Листвянка, р. Черная, верховье р. Похабиха (пос. Култук), р. Медлянка, между реками Тыкит и Марекуа, р. Талая; **Камчатская обл.:** окр. Пущинских горячих ключей, бухта Наталии (Олюторский р-он), верховье течения ручья Исхаладыч (окр. пос. Ганалы), пос. Козыревск (сопка Плоская); **Кемеровская обл.:** долина р. Мрассу (между устьями рек Кобырсу и Карасу); **Магаданская обл.:** хр. Кудлей (низовья р. Коркодон), уст. р. Урультун (между реками Амгуэма и Ванкарема); **Новосибирская обл.:** долина р. Кентереп (окр. дер. Терелешино); **Сахалинская обл.:** гора Балаган (Набильский хребет); **Свердловская обл.:** р. Вижай, р. Тальпия, гора Кокурникова, гора Конжаковский Камень, истоки р. Ивдель, гора Качканар, гора Дыроватый Камень, гора Кедровая, гора Камень Писанный, ст. Бажуново, р. Тиснос между дер. Романово и Усть-Утка, р. Косьва, пос. Усть-Тылай; **Томская обл.:** гора Кузн, долина р. Темная Базана (приток р. Ч. Усы); **Челябинская обл.:** р. Серга; **Читинская обл.:** хр. Кодар (верховье р. Сюльбан), оз. М. Леприндо, р. Апсат, хр. Удокан (р. М. Сакукан), хр. Черского (долина р. Джанкачан); **Корякский АО:** бассейн р. Пенжины (р. Белая), верховье р. Ачайваям; **Таймырский АО:** р. Кречетовая, р. Фомич, оз. Хая-Кюёль, оз. Боковое; **Ханты-Мансийский АО:** бассейн р. Сев. Сосьва (верховье р. Манья, р. Ляпин), р. Мал. Сосьва, верховье р. Ухта, верховье р. Вычегда (выше дер. Пузлы, Адакщелья); **Чукотский АО:** бассейн р. Амгуэмы, р. Ирвынейвеем, бассейн р. Гытхытвэуваам, бассейн р. М. Анюй (р. Ургувеем), бассейн Погынден; **Эвенкийский АО:** пос. Учами, р. Н. Тунгуска, р. Подкаменная Тунгуска,

плато Путорана (оз. Хантайское (гора Логанчи)), оз. Бельдунчана, оз. Хакома, оз. Някшингда, оз. Анама (р. Палаго), оз. Кутарамакан, оз. Эндэ, оз. Агата (сев. берег), оз. Северное (ручей Тесный); **Ямало-Ненецкий АО:** р. Б. Сыня, уст. рек Щучья и Хаяхи (урочище Каменные ворота). — **Общее распространение:** Монг., Гим., Яп., Кит. (сев. и сев.-зап.), Сев. Америка, Евразия: Россия (Европ. часть (Урал), Зап. Сиб. (Алтай, Обск., Ирт.), Вост. Сиб. (Енис., Лен.-Кол., Анг.-Саян.), Дальн. Вост.).

Благодарности

Автор выражает благодарность А. И. Шмакову за ценные консультации в проблемных вопросах систематики данной группы папоротников, а также постоянную поддержку. Автор искренне признателен Р. В. Камелину за важные замечания и помощь в подготовке статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-90819-моб_ст).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анкипович Е. С. Cryptogrammaceae // Каталог Флоры Республики Хакасия. Барнаул, 1999. С. 7.

Баркалов В. Ю. Род Скрытокучница — *Cryptogramma* R. Br. // Флора Российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» Т. 1—8 (1985—1996). Владивосток, 2006. С. 34.

Бобров А. Е. Род Криптограмма — *Cryptogramma* R. Br. ex Richards. // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 92.

Бойков Т. Г. и др. Флора Забайкальского национального парка. Улан-Удэ, 1991. 138 с.

Борисов Б. И. и др. Флора и фауна заповедников. Сосудистые растения Буреинского заповедника. М., 2000. 100 с.

Бусик В. В. Cryptogramma raddeana Fomin // Эндемичные высокогорные растения Северной Азии. Новосибирск, 1974. С. 5.

Бусик В. В. Cryptogramma R. Br. ex Richardson — Криптограмма // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 1. С. 36.

Воробьев Д. П. Род *Cryptogramma* R. Br. — Криптограмма // Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л., 1974. С. 38.

Воробьев Д. П. Род *Cryptogramma* R. Br. — Криптограмма // Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л., 1966. С. 37.

Воробьев Д. П. Род Криптограмма — *Cryptogramma* R. Br. // Определитель сосудистых растений Камчатской области. М., 1981. С. 58.

Ворошилов В. Н. Cryptogramma R. Br. — Криптограмма // Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. С. 25.

Ворошилов В. Н. Cryptogramma R. Br. ex Richards. — Криптограмма // Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. С. 20—21.

Вышин И. Б. Сосудистые растения высокогорий Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1990. 128 с.

Говорухин В. С. Криптограмма — *Cryptogramma* R. Br. // Флора Урала. Свердловск, 1937. С. 55.

Голяков П. В. Сосудистые растения Олёкминского заповедника, сер. «Флора и фауна заповедников». М., 1994. 33 с.

Горчаковский П. Л. и др. *Cryptogramma* R. Br. ex Richardson — Криптограмма // Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М., 1994. С. 38—39.

Гуреева И. И. Папоротники во флоре Южной Сибири. Томск, 1984. 20 с. Деп. в ВИНИТИ № 3921—84 Деп.

Гуреева И. И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Томск, 2001. 156 с.

Данилов М. П. Род *Cryptogramma* R. Br. — Криптограмма // Определитель рестений Тувинской АССР. Новосибирск, 1984. С. 30.

Караваев М. Н. Конспект Флоры Якутии. М.; Л., 1958. 189 с.

Колаковский А. А. Род *Cryptogramma* R. Br. — Криптограмма // Флора Абхазии. Тбилиси, 1980. Т. 1. С. 43.

Колаковский А. А. *Cryptogramma* R. Br. — Криптограмма // Флора Абхазии: в 4 т. Сухуми, 1938. Т. 1. С. 35—36.

Крапивкина Э. Д. Род Криптограмма — *Cryptogramma* R. Br. // Определитель растений Кемеровской области. Новосибирск, 2001. С. 42.

Красная книга Алтайского края: растения. Барнаул, 2006. 262 с.

Красная книга Кемеровской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Кемерово, 2000. 243 с.

Красная книга Новосибирской области. Животные, растения и грибы. Новосибирск, 2008. 527 с.

Красная книга Среднего Урала, Свердловская и Пермская области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Екатеринбург, 1996. 278 с.

Красноборов И. М. Род Криптограмма — *Cryptogramma* R. Br. // Определитель растений Новосибирской области. Новосибирск, 2000. С. 61—62.

Красноборов И. М. Род Криптограмма — *Cryptogramma* R. Br. ex Richards // Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, 1976. С. 43—44.

Красноборов И. М. *Cryptogramma* R. Br. ex Richardson — Криптограмма // Флора Сибири. Новосибирск, 1988. Т. 1. С. 70—73.

Кривобоков Л. В. Род *Cryptogramma* R. Br. ex Richardson — Криптограмма // Определитель растений Бурятии. Улан-Удэ, 2001. С. 70.

Крылов П. Н. *Cryptogramma* R. Br. // Флора Западной Сибири. Томск, 1927. Т. 1. С. 41—43.

Кудряшова Г. Л. *Cryptogramma* R. Br. // Конспект флоры Кавказа. СПб., 2003. С. 153.

Малышев Л. И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л., 1965. 368 с.

Малышев Л. И. Высокогорная флора Станового нагорья. Новосибирск, 1972. 269 с.

Малышев Л. И. Скрытница, криптограмма — *Cryptogramma* R. Br. // Определитель Высокогорных растений Южной Сибири. Л., 1968. С. 27—28.

Малышев Л. И. Флора Путорана. Новосибирск, 1976. 245 с.

Некошнова Т. К. Род Криптограмма — *Cryptogramma* R. Br. ex Richards // Определитель растений юга Красноярского края. Новосибирск, 1979. С. 51.

Овеснов С. А. Сем. *Cryptogrammaceae* Pichi-Sermolli — Криптограммовые // Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. С. 24—25.

Петров В. А. Род *Cryptogramma* R. Br. — Криптограмма // Флора Якутии. Л., 1930. С. 19—20.

Положий А. В. Семейство *Cryptogrammaceae* — Криптограммовые // Флора Красноярского края. Томск, 1983. Вып. 1. С. 31—33.

Попов М. Г., Бусик В. В. Конспект Флоры побережий озера Байкал. М.; Л., 1966. 215 с.

Попов М. Г. *Cryptogramma* R. Br. — Криптограмма // Флора Средней Сибири. М.; Л., 1957. С. 28—29.

Раменская М. Л., Андреева В. Н. *Cryptogramma* Richards. — Криптограмма // Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. С. 36.

Ревушкин А. С. *Cryptogrammaceae* // Высокогорная флора Алтая. Томск, 1988. С. 30.

Ревякина Н. В. *Cryptogrammaceae* — Криптограммовые // Флора Алтайского края. Барнаул, 1996. С. 16.

Сергиевская Л. П. *Cryptogramma* R. Br. — Криптограмма // Флора Забайкалья. Томск, 1966. Т. 1. С. 34.

Смирнов А. А. Определитель сосудистых споровых растений Сахалина (плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные). Владивосток, 2006. 70 с.

Соболевская К. А. Конспект флоры Тувы. Новосибирск, 1953. 244 с.

Станков С. С., Талиев В. И. *Cryptogramma* R. Br. — Криптограмма // Определитель высших растений европейской части СССР. М., 1949. С. 90.

Толмачев А. И. Род *Cryptogramma* R. Br. — Криптограмма // Арктическая флора СССР: в 10 т. М.; Л., 1960. Т. 1. С. 32—33.

Толмачев А. И. Род *Cryptogramma* R. Br. — Криптограмма // Определитель высших растений Якутии. Новосибирск, 1974. С. 23.

Толмачев А. И. *Cryptogramma* R. Br. — Криптограмма // Флора Северо-Востока европейской части СССР: в 4 т. Л., 1974. Т. 1. С. 45—46.

Фомин А. В. Род Криптограмма — *Cryptogramma* R. Br. // Флора СССР: в 30 т. М.; Л., 1934. Т. 1. С. 77—79.

Фомин А. В. Род *Cryptogramma* R. Br. // Флора Сибири и Дальнего Востока. Л., 1930. Вып. 5. С. 163—173.

Фомин А. В. Gen. *Cryptogramma* R. Br. // *Pteridophyta* Флоры Кавказа. Юрьев, 1913. С. 152—155.

Харкевич С. С., Буч Т. Г. Флора российского Дальнего Востока. Владивосток, 1999. 248 с.

Харкевич С. С., Буч Т. Г. Флористические новинки для советского Дальнего Востока // Новости систематики высших растений. 1976. Т. 13. С. 267—278.

Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений Советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. С. 114.

Хохряков А. П. Криптограмма — *Cryptogramma* R. Brown // Флора Магаданской области. М., 1985. С. 25—26.

Храпко О. В. Папоротники юга Дальнего Востока России (биология, экология, вопросы охраны генофонда). Владивосток, 1996. 200 с.

Цвелёв Н. Н. О некоторых папоротниках (*Pteridophyta*) Дальнего Востока // Новости систематики высших растений. 1989. Т. 26. С. 5—11.

Цвелёв Н. Н. Род Скрытокучница — *Cryptogramma* R. Br. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 26—28.

Шауло Д. Н. Сосудистые растения государственного природного заповедника «Азас» (Тыва). Барнаул, 1998. 98 с.

Шлотгауэр С. Д. Новые и редкие виды для флоры высокогорий центральной части советского Дальнего Востока // Новости систематики высших растений. 1986. Т. 23. С. 263—270.

Шлотгауэр С. Д. Флора и растительность Западного Приохотья. М., 1978. 132 с.

Шмаков А. И. Конспект папоротников Алтая, Тянь-Шаня и Семиречья // Флора и растительность Алтая. Барнаул, 1995. С. 35—53.

Шмаков А. И. Определитель папоротников России. Барнаул, 1999. С. 25.

Шмаков А. И. Род *Cryptogramma* — Скрытокучница // Флора Алтая. Барнаул, 2005. Т. 1. С. 168—169.

Шмаков А. И. Сем. Криптограммовые — *Cryptogrammaceae* // Определитель растений Алтайского края. Новосибирск, 2003. С. 42.

Якубов В. В., Чернягина О. А. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский, 2004. 165 с.

Alverson E. R. Cryptogramma // Flora of North America. New York; Oxford, 1993. Vol. 2. P. 137—139.

Junsell B., Jarvis C. E. Lectotypifications of Linnaean names for Flora Nordica. Vol. 1 (*Lycopodiaceae-Papaveraceae*) // Nord. J. Bot. 1994. Vol. 14. N 2. P. 145—164.

SUMMARY

Six species of the genus *Cryptogramma* are distinguished in the flora of Russia. Their discriptions and a key for identification are given. Maps of distribution in Russia are compiled for every species.

УДК 582.689.2 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 12

© Н. К. Ковтонюк

PRIMULA BUKUKUNICA — НОВЫЙ ВИД РОДА *PRIMULA* (*PRIMULACEAE*)

N. K. KOVTONYUK. *PRIMULA BUKUKUNICA* — A NEW SPECIES OF THE GENUS *PRIMULA* (*PRIMULACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383) 330-19-86
E-mail: kovtonyuk2004@mail.ru
Поступила 08.08.2008
Окончательный вариант получен 20.05.2009

Описан новый вид *Primula bukukunica* Kovt., обнаруженный на горе Букукун в Сохондинском государственном биосферном заповеднике на юге Читинской обл. Приведены морфологическое описание вида и его отличия от близкого вида *P. farinosa* L. Представлены фотографии нового вида из locus classicus и номер последовательности нуклеотидов ITS-района ядерной рДНК *P. bukukunica* в базе данных Genbank.

Ключевые слова: *Primulaceae*, *Primula*, новый вид, Сохондинский биосферный заповедник, Читинская обл.

Во время экспедиционных работ на юге Читинской обл. в составе комплексного отряда Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (ЦСБС, г. Новоси-

бирск), Биолого-почвенного института ДВО РАН (БПИ, г. Владивосток) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН, г. С.-Петербург) в июне 2004 г. были собраны растения рода *Primula* L. (*Primulaceae*) из различных местообитаний. Для пополнения гербарных коллекций и для интродукции растений на коллекционных участках ботанических учреждений из Кыринского р-на Читинской обл. были собраны *P. farinosa* L., *P. nutans* Georgi и *P. serrata* Georgi.

На территории Сохондинского государственного заповедника и горного массива Цаган-Ула, на горе Букукун в подгольцовом поясе, на высоте около 2000 м над ур. м., на влажных пятнах мелкозема, среди камней нами были собраны довольно мелкие растения *Primula* из родства *P. farinosa* L. (секция *Aleuritia* Duby), ранее не встречавшиеся нам на территории России и не обнаруженные в гербарных коллекциях (IRK, LE, LECB, MW, MHA, MOSP, NS, NSK, SVER, PERM, TK, VLAD). Подобный вид отсутствовал и в ранее опубликованных сводках (Буш, 1926; Федоров, 1952; Грубов, 1982; Губанов, 1996; Ковтонюк, 1997, 2005; Halda, 1992; Richards, 2003; Kovtonyuk, 2006). В гербарии Сохондинского государственного биосферного заповедника были обнаружены 2 гербарных листа, собранные А. В. Галаниным со сходными экземплярами *Primula*. Цитирую эти рукописные этикетки: «*Primula farinosa* L. ssp. *alpica* Galanin. Киркунский голец, в истоках рек Енда и Буреча, дриадовая тундра, А. Галанин, Н. Ефимова, 1.07.1982. ssp. nova. Typus!» и «*Primula farinosa* Rupr. subsp. *sochondinensis* Galanin. СГЗ, Букукунский кар, влажная стенка кара юго-западной экспозиции, довольно обильно, А. В. Галанин, 22.06.1984, цветение». Далее А. В. Галанин исправляет свою ошибку (описку?) и при составлении «Предварительного списка видов сосудистых растений Сохондинского биосферного заповедника и его окрестностей» (Беликович, Галанин, 2002) приводит правильное имя автора, описавшего *P. farinosa* L., при этом дается характеристика подвида *Primula farinosa* L. ssp. *sochondinensis* Galanin тремя словами «Очень миниатюрное растение», морфологического диагноза на русском и латинском языках нет.

Поскольку эффективного обнародования нового таксона не было произведено, в соответствии с Международным кодексом ботанической номенклатуры (International.., 2006) считаю необходимым привести описание нового вида, имеющего, вероятно, эндемичный ареал.

Ниже приведены морфологическое описание и родство нового для науки вида.

Primula bukukunica Kovt. sp. nov. — *Primula farinosa* L. subsp. *sochondinensis* Galanin, 2002, Растительный и животный мир Сохондинского биосферного заповедника // Тр. Сохондинского биосферного заповедника. Вып. 1 : 88, descr. rossica. — *P. farinosa* L. subsp. *alpica* Galanin in scheda.

Planta albide vel flavide farinosa. Laminae late lanceolatae, lanceolatae vel ovalae, denticulatae vel subintegerrimae, 5—10 (20) mm longae et 2—3 (3.5) mm latae, subsessiles, vel in petiolum foliolorum longitudine aequalem angustatae. Scapi tenue, 1.5—3.0 (5.5) cm alt. Inflorescentiae umbelliformes, (1) 2—3 (5)-flores, pedicellis 5—12 mm lg. Bracteae lanceolatae vel subulato-lanceolatae, basi convexae, 2.5—3.5 (4.5) mm lg. Calyx campanulatus, 3.5—5 mm lg, ad 1/3 vel 1/2 in dentes anguste-ovales vel lanceolatos, tempore florendi subpatulos divisus. Corolla roseo-violacea, limbo plano in fauce flavo. Petalis limbus cordatus, 3.5—4.5 (5.5) mm lg., emarginatura 0.8—1.5 (2) mm profunda. Corollae tubus calyce aequalis vel parum longior. Capsula ovale-cylindrica calyce aequalis vel parum longior.

Typus: «Prov. Chita, distr. Kyra, reservatum Sochondensis, montes Zagan-Ula, in monte Bukukun, alt. 2081 m. s. m., 49°39′53″ N, 111°02′55″ E, regio subalpina, in locis humidis argillosis, inter lapidum in lariceto raro et tundra dryadica, 25 VI 2004, N. Kovtonyuk, I. Khan, R. Shtengauer». [Holotypus — LE, isotypus — NSK] (fig. 1).

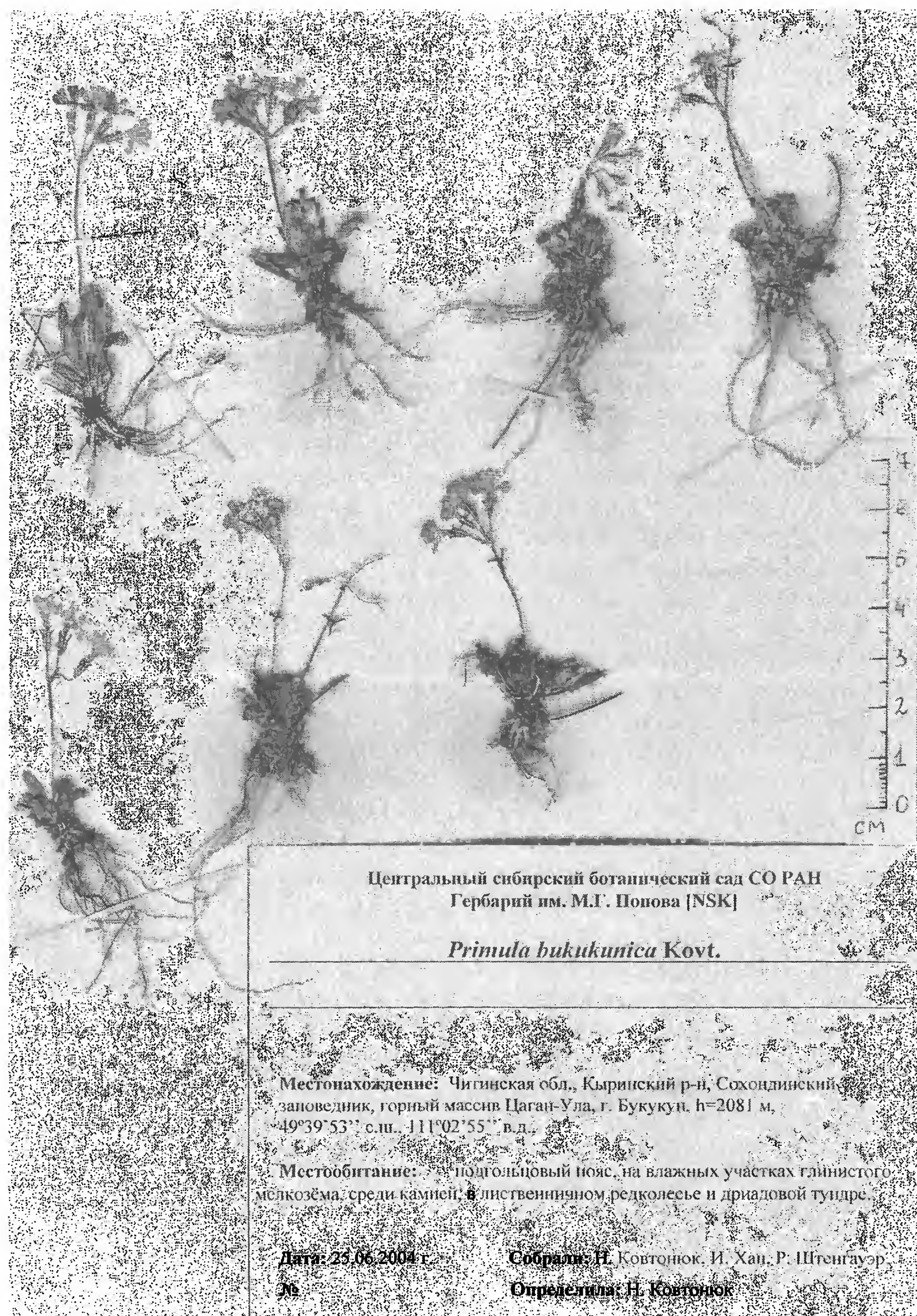


Рис. 1. Голотип *Primula bukukunica* Kovt. Фото Н. Ковтонюк.

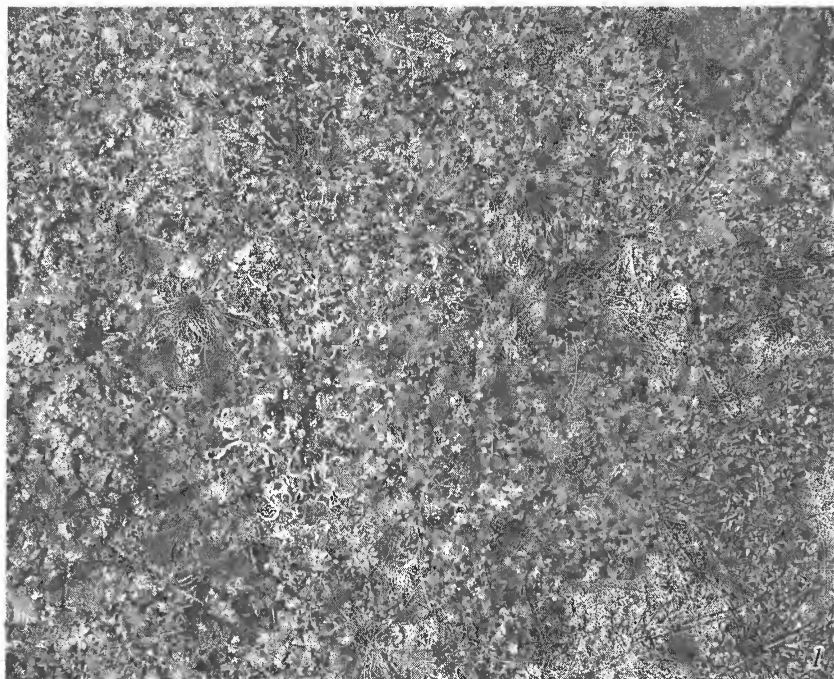




Рис. 2. *Primula bukukunica* Kovt.

1—3 — в естественных местах обитания, г. Букукун, Соходинский государственный биосферный заповедник, *4* — на участке ЦСБС. Фото Н. Ковтонюк, И. Хан, 2004 г.

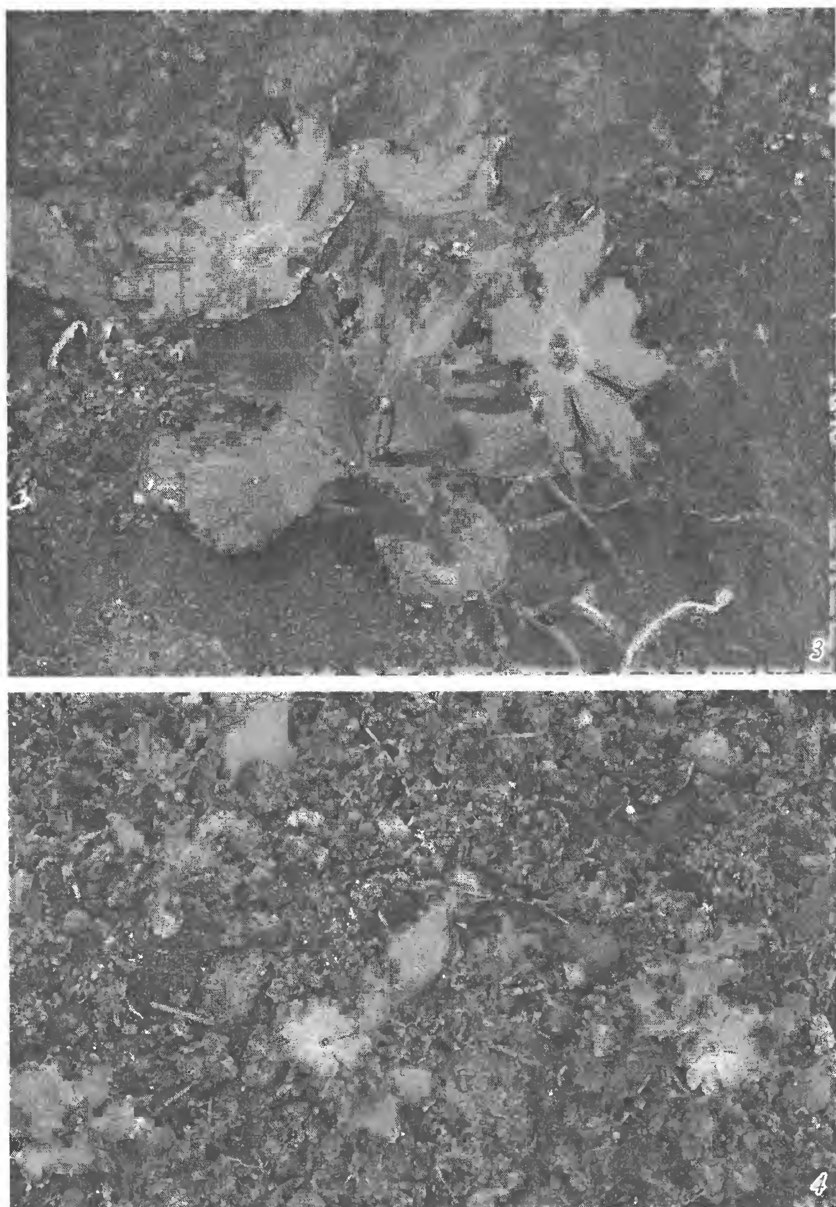


Рис. 2 (*продолжение*).

Affinitas. A *Primula farinosa* L. dimensionibus minoribus, corollae tubo calyce aequali, capsula ovale-cylindrica, calyce aequali differt. *P. farinosa* corollae tubum calyce longiorem et capsulam cylindricam, in 1/3 longitudinis et calyce excertam habet.

Растения с беловатым или желтоватым мучнистым налетом. Листовые пластинки широколанцетные, ланцетные или овальные, неясно зубчатые или почти цельнокрайние, 5—10 (20) мм дл. и 2—3 (3.5) мм шир., почти сидячие, или суженные в черешок, равный по длине листовой пластинке. Цветочные стрелки тонкие, 1.5—3 (5.5) см выс. Соцветия зонтиковидные, из (1) 2—3 (5) цветков, цветоножки

5—12 мм дл. Прицветники ланцетные или шиловидно-ланцетные, при основании выпуклые, 2.5—3.5 (4.5) мм дл. Чашечка колокольчатая, 3.5—5 мм дл., на 1/3—1/2 надрезанная на узкоовальные или ланцетные зубцы, во время цветения слегка отклоненные. Венчик розово-фиолетовый, с плоским отгибом и с желтым зевом. Отгиб лепестка сердцевидный, 3.5—4.5 (5.5) мм дл., с выемкой 0.8—1.5 (2) мм глубиной. Трубка венчика равна по длине чашечке или слегка длиннее ее. Коробочка овально-цилиндрическая, равна по длине чашечке, либо слегка длиннее ее.

Тип: «Читинская обл., Кыринский р-н, Сохондинский заповедник, горный массив Цаган-Ула, г. Букукун, h = 2081 м над ур. м., 49°39′53″ с. ш., 111°02′55″ в. д., подгольцовый пояс, на влажных участках глинистого мелкозема, среди камней в лиственничном редколесье и дриадовой тундре. 25 VI 2004, Н. Ковтонюк, И. Хан, Р. Штенгауэр». (Голотип — LE, изотип — NSK) (рис. 1).

Родство. От *P. farinosa* L. отличается более мелкими размерами, трубкой венчика, равной по длине чашечке, и коробочкой овально цилиндрической, равной по длине чашечке. *P. farinosa* имеет трубку венчика длиннее чашечки и цилиндрическую коробочку, на 1/3 выступающую из чашечки.

Было выполнено несколько фотоснимков растений этого вида в естественных условиях (рис. 2). Живые растения были привезены в ЦСБС и интродуцированы на коллекционном участке лаборатории декоративных растений, за ними проводились фенологические наблюдения с 2004 по 2007 г. Согласно этим наблюдениям, морфологические признаки нового вида остались константными. Кроме того, из сухих зеленых листьев этих растений была выделена ДНК и определена последовательность нуклеотидов ITS-региона ядерной рДНК. Эта часть исследования проведена А. А. Гончаровым (БПИ, Владивосток) в рамках совместной работы по изучению филогенетических отношений в роде *Primula*. Последовательности нуклеотидов размещены в международной базе данных Genbank (NGBI) http://www.ncbi.nlm.nih.gov/ под номером AM920466, а результаты исследований отправлены в журнал «Генетика».

По данным молекулярного анализа, выявились родственные отношения *P. bukukunica* к *P. kawasimae* Hara (экземпляр с о-ва Сахалин, VLAD) и *P. fauriei* Franch. (экземпляр с о-ва Кунашир, NSK). От этих видов *P. bukukunica* отличается в первую очередь формой листовой пластинки. Новый вид, вероятно, имеет изолированный эндемичный ареал, ограниченный горным массивом Цаган-Ула.

Благодарности

Автор благодарна сотрудникам экспедиционного отряда за помощь в работе по сбору материала и А. А. Гончарову за определение последовательности нуклеотидов ITS-региона ядерной ДНК у видов рода *Primula* флоры России. Особо признательна В. Якубову за представленную возможность работы с его гербарными сборами по *P. kawasimae* с Камчатки.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 04-04-48493-а, 07-04-00877а, 04-04-63097-к), интеграционного проекта СО РАН № 34 и экспедиционного гранта СО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беликович А. В., Галанин А. В. Предварительный список видов сосудистых растений Сохондинского биосферного заповедника и его окрестностей // Растительный и животный мир Сохондинского биосферного заповедника. Чита; Владивосток, 2002. Вып. 1. С. 88. (Тр. Сохондинского биосферного заповедника).

Буш Е. А. Сем. 65. *Primulaceae* // Флора Сибири и Дальнего Востока. Л., 1926. С. 7—81.

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии (с атласом). Л., 1982. 443 с.

Губанов И. А. Конспект флоры внешней Монголии (сосудистые растения) / Под ред. Р. В. Камелина. М., 1996. 136 с.

Ковтонюк Н. К. Семейство *Primulaceae* — Примуловые // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 30—47.

Ковтонюк Н. К. Семейство *Primulaceae* — Примуловые или Первоцветные // Конспект флоры Сибири: сосудистые растения. Новосибирск, 2005. С. 76—80.

Федоров Ан. А. Род Первоцвет — *Primula* L. // Флора СССР. Т. 18. М.; Л., 1952. С. 111—202.

Halda J. J. The genus *Primula* in cultivation and in the wild. Denver, 1992. 364 p.

International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code) adopted by the Seventeenth International Botanical Congress, Vienna, Austria, July 2005 / Ed. by J. McNeill (chairman). Ruggell, 2006. P. 1—568.

Kovtonyuk N. K. Family *Primulaceae* // Flora of Siberia. *Pyrolaceae* — *Lamiaceae* (*Labiatae*). Enfield: NH, USA, Science Publ. 2006. Vol. 11. P. 37—56.

Richards J. Primula. Illustrations by B. Edwards. New edition. Portland, 2003. 348 p.

SUMMARY

The new species *Primula bukukunica* Kovt. found on the mountain Bukukun (Sokhondo Biosphere Reserve, southern Chita Region) is described. Its morphological description and differences from the related species *P. farinosa* L. are given. Photos of *P. bukukunica* from its locus classicus, and its ITS rDNA sequences from Genbank database are presented.

УДК 561 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 12

© И. А. Ильинская

CRAIGIA ZAISANICA (*MALVACEAE* s. l.) ИЗ ЭОЦЕНА ЗАЙСАНСКОЙ ВПАДИНЫ (ВОСТОЧНЫЙ КАЗАХСТАН)

I. A. ILJINSKAJA. *CRAIGIA ZAISANICA* (*MALVACEAE* s. l.) FROM THE EOCENE OF ZAISAN BASIN (EASTERN KAZAKHSTAN)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: binadmin@OK3277.spb.edu

Поступила 19.06.2009

Отпечатки коробочек *Craigia* из позднего эоцена Зайсанской впадины, первоначально описанные как *Rutaceites zaisanica*, затем отнесенные к *Craigia bronnii*, а позднее к *C. oregonensis*, отличаются по контуру области завязи и деталям жилкования от обоих видов и описываются как самостоятельный вид *Craigia zaisanica*.

Ключевые слова: *Craigia*, эоцен, Восточный Казахстан.

Род *Craigia* W. W. Smith et Evans был описан в 1921 г. в составе сем. *Tiliaceae*, которое в настоящее время входит в сем. *Malvaceae* в ранге подсемейства. Он заключает 2 современных вида, распространенных на крайнем юге Китая и на севере Вьетнама (Kvaček et al., 2005, fig. 1).

Ископаемые остатки коробочек *Craigia* впервые были опубликованы в 1847 г. под родовым названием *Ulmus* (Unger, 1847). После этого их многочисленные на-

ходки публиковались под 11-ю родовыми названиями (Bůžek et al., 1989), которые только в 1991 г. все были отнесены к роду *Craigia* (Kvaček et al., 1991). Обзор более 60 ископаемых находок коробочек *Craigia* и их карта опубликованы в 2005 г. (Kvaček et al., 2005). Эти находки отнесены к 2 видам: *C. bronnii* (Ung.) Kvaček, Bůžek et Manchester и *C. oregonensis* (Arnold) Kvaček, Bůžek et Manchester. Первый в изобилии обнаружен в Европе и Восточной Азии, а второй — в Восточной Азии и на западе Северной Америки. Зайсанские ископаемые остатки коробочек *Craigia*, удаленные на 3000 км от европейских и восточноазиатских находок, отнесены в 2005 г. к последнему, тогда как в работе 1989 г. они были причислены к синониму первого вида. Согласно ключу, данному для определения этих видов, они могли быть отнесены только к *C. bronnii* из-за малого размера коробочек, но, как показало повторное изучение остатков коробочек *Craigia* из Зайсанской впадины, они имеют отличия от обоих указанных видов и поэтому им дается новое детальное описание и новое название, которое приводится ниже.

Craigia zaisanica (Iljinskaja) Iljinskaja comb. nov. = *Rutaceites zaisanicus* Iljinskaja 1963, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8. Палеоботаника, вып. IV, с. 176, табл. 11, фиг. *1—7* «*zaisanica*»; Ильинская 1984, Флора и фауна Зайсанской впадины, с. 24, табл. III, фиг. *4*. — *Pteleacarpum bronnii* (Ung.) Weil., 1989, Bůžek et al., p. 484. — *C. oregonensis* (Armold) Kvaček, Bůžek et Manchester, 2005, Kvaček et al., p. 133, Pl. III, fig. *26—28*.

Голотип: отпечаток коробочки, верхний эоцен, аксыирская свита, «флора Василенко», гора Киин-Кериш, образец 2в, коллекция 449 [С.-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН], Ильинская 1963, с. 176, табл. 11, фиг. *1* б.

Коробочки 10—15 мм дл. и 0.6—12 мм шир., округлояйцевидные, округло-овальные, овальные, реже продолговато-овальные. Основание округлое. Верхушка округлая, обычно с довольно узкой выемкой, дно выемки острое (см. таблицу-вклейку, *4*). Вдоль середины коробочки в ее верхней и нижней четверти протягивается толстая линия, а между ее концами расположена линейная, обычно узкая, реже довольно широкая (Ильинская, 1963, табл. 11, фиг. *6*) область завязи с параллельными боковыми краями (см. таблицу-вклейку, *5*, *7*). От срединной линии и границы области завязи отходят в основании под прямым, а в верхней трети крыла под острым углом 16—18 (на одной половине) жилок, направляющихся к краю крыла; бóльшая часть этих жилок прямая до самого края, но часть жилок, чаще в верхушке крыла, дуговидно изогнута (см. таблицу-вклейку, *5*, *8*) или круто загибается у края (см. таблицу-вклейку, *7*), иногда они у края соединены дуговидными анастомозами, образующими волнистую краевую жилку (см. таблицу-вклейку, *7*); между жилками в некоторых интервалах имеются параллельные им более тонкие и короткие вставочные жилки. При 6-кратном увеличении просматриваются очень тонкие жилки, параллельные друг другу и перпендикулярные или косо проходящие к радиальным жилкам (см. таблицу-вклейку, *2*, *5*, *8*).

Отпечатки из среднего эоцена (см. таблицу-вклейку, *10—14*) по размерам совпадают с самыми мелкими позднеэоценовыми (см. таблицу-вклейку, *3*) и благодаря мелкому размеру крыла отличаются более частыми жилками крыла, что хорошо видно при сравнении фиг. *11* и *7*.

C. zaisanica отличается от *C. bronnii* и *C. oregonensis* более длинной, узкой, с параллельными боковыми краями областью завязи и наличием наряду с прямыми радиальными жилками, кончающимися в крае крыла, дуговидно изогнутых или круто загибающихся у края радиальных жилок, иногда соединенных у края волнистой краевой жилкой, от *C. bronnii* она еще отличается более тонкими перпендикуляр-

ными жилками, проходящими между радиальными жилками, а от *C. oregonensis* — их присутствием.

Исследованные экземпляры: средний эоцен, саргамысская свита, р. Калмакпай, кол. 997А, отпечатки 10, 13, 66; верхний эоцен, аксыирская свита, гора Киин-Кериш, «флора Василенко», кол. 449, отпечатки 10а, 26а, в, г, 27, 38а, 38Аа, 60б, 69д, 76б, 80а, б, 111, 112.

В работе 1963 г. отпечатки из Киин-Кериша датируются ранним олигоценом, но за протекшие годы в районе горы Киин-Кериш были проведены новые комплексные исследования, разрез горы Киин-Кериш с «флорой Василенко» вошел в число опорных разрезов границы эоцена и олигоцена на территории бывшего СССР, а граница между эоценом и олигоценом в разрезе была уточнена по палеомагнитным данным и проведена выше слоев с отпечатками листьев — «флорой Василенко» (Крашенинников и др., 1998).

Благодарности

Автор благодарит за помощь в проведении работы и ее оформлении Д. В. Громыко, Г. И. Петрову и А. Л. Аверьянову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ильинская И. А. Ископаемая флора горы Киин-Кериш Зайсанского бассейна. Ч. II // Тр. Бот. ин-та. АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. Вып. IV. 1963. С. 143—188.

Ильинская И. А. К характеристике флоры и растительности Зайсанской впадины времен существования обайлинской фауны // Фауна и флора Зайсанской впадины. Тбилиси, 1984. С. 22—32.

Крашенинников В. А. и др. Опорные разрезы границы эоцена и олигоцена на территории бывшего СССР. Разрез Киин-Кериш (впадина озера Зайсан, Юго-Восточный Казахстан) // Геологические и биотические события позднего эоцена—раннего олигоцена на территории бывшего СССР. Ч. II. М., 1998. С. 169—172.

Bůžek Č., Kvaček Z., Manchester S. R. Sapindaceous affinities of the *Pteleaecarpum* fruits from the Tertiary of Eurasia and North America // Bot. Gaz. 1989. Vol. 150. P. 477—489.

Kvaček Z., Bůžek Č., Manchester S. R. Fossil fruits of *Pteleaecarpum* Weiland — tiliaceous, not sapindaceous // Bot. Gaz. 1991. Vol. 152. P. 522—523.

Kvaček Z., Manchester S. R., Akhmetiev M. Review of the fossil history of *Craigia* (*Malvaceae* s. l.) in the Northern Hemisphere based on fruits and co-occurring foliage // Современные проблемы палеофлористики, палеофитогеографии и фитостратиграфии (Тр. Межд. палеоботанической конф. Вып. 1). М., 2005. С. 114—140.

Unger F. Chloris protogaea. Leipzig, 1847. 149 p.

SUMMARY

An additional study of impressions of *Craigia* capsules from Zaisan depression has shown, that they differ from *C. bronnii* and *C. oregonensis* by the outline of the ovary space and details of venation. On this ground, they are described as a separate species, *C. zaisanica*.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.26 + 581.9

© И. С. Трифонова,[1] С. И. Генкал[2]

BACILLARIOPHYTA МАЛЫХ ПРИТОКОВ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА. 2. *PENNATOPHYCEAE*

I. S. TRIFONOVA., S. I. GENKAL. *BACILLARIOPHYTA* IN SMALL TRIBUTARIES OF THE LADOGA LAKE. 2. *PENNATOPHYCEAE*

[1] Институт озероведения РАН
196105 С.-Петербург, ул. Севастьянова, 9
E-mail: trifonova@mail.ru
[2] Институт биологии внутренних вод РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.ru
Поступила 05.12.2007
Окончательный вариант получен 30.04.2008

В результате изучения фитопланктона 8 притоков Ладожского озера с помощью сканирующей электронной микроскопии выявлено 346 таксонов *Pennatophyceae* из 55 родов. Видовой список пеннатных диатомовых бассейна Ладоги расширен на 200 видов, разновидностей и форм, в том числе за счет новых для флоры России (34 таксона). Последние относятся в основном к видам, недавно описанным из олиготрофно-мезотрофных водоемов Европы.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, *Pennatophyceae*, притоки Ладожского озера.

В одной из первых работ по фитопланктону притоков Ладожского озера Н. А. Петровой (1968) приведен список из 45 таксонов *Bacillariophyta*, в том числе 24 вида и разновидности *Pennatophyceae*. Спустя 30 лет в 2000—2001 гг. были исследованы фитопланктон и перифитон 13 наиболее крупных притоков Ладожского озера (Бурная, Свирь, Волхов, Янис, Мийнола, Уксун, Тулема, Видлица, Тулокса, Оять, Олонка, Паша и Сясь) (Трифонова и др., 2001; Станиславская, Горченко, 2005). В результате свето-микроскопических исследований авторами было зафиксировано в планктоне уже более 190 видов, разновидностей и форм диатомовых, в том числе 154 пеннатных, а в перифитоне — 205 таксонов *Bacillariophyta* (192 — *Pennatophyceae*). Всего в притоках Ладоги с помощью светового микроскопа до сих пор было зафиксировано 279 видов, разновидностей и форм пеннатных диатомовых водорослей из 40 родов.

Электронно-микроскопические исследования *Bacillariophyta* Ладожского озера и его притоков начаты нами в конце 1990-х годов. Результаты изучения планктонных представителей *Centrophyceae* с помощью электронной микроскопии опубликованы в ряде работ (Генкал, Трифонова, 2001, 2002, 2005, 2006). Эти исследования позволили значительно расширить список центрических диатомовых водоемов бассейна Ладоги (с 20 до 48), при этом было описано 7 новых для флоры России видов рода *Aulacoseira*. *Pennatophyceae* Ладоги и ее притоков до последнего времен с помощью электронной микроскопии не изучались.

Цель настоящей работы — изучение видового состава пеннатных диатомовых малых притоков Ладожского озера с использованием методов электронной микроскопии (СЭМ).

Материал и методика

Материалом для настоящей работы послужили пробы фитопланктона, собранные в притоках западного (Авлога, Морья), северного, северо-восточного (Хийтолан, Ийоки, Тохма, Мийнола) и южного (Назия, Лава) берегов Ладожского озера в 2001 г. Освобождение клеток от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали в СЭМ (JSM-25S). Для определения использовали определители K. Krammer, H. Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991a, b) и систематические сводки K. Krammer (1997a, b, 2000, 2002, 2003) и H. Lange-Bertalot (2001).

Результаты и обсуждение

В 8 малых притоках Ладожского озера выявлено 346 таксонов пеннатных диатомовых водорослей из 55 родов (*Achnanthes* — 10, *Achnanthidium* — 5, *Adlafia* — 1, *Amphipleura* — 1, *Amphora* — 3, *Asterionella* — 1, *Brachysira* — 2, *Caloneis* — 3, *Cavinula* — 5, *Chamaepinnularia* — 1, *Cocconeis* — 6, *Craticula* — 1, *Cymatopleura* — 1, *Cymbella* — 1, *Cymbopleura* — 4, *Diatoma* — 2, *Diploneis* — 8, *Denticula* — 2, *Encyonema* — 5, *Entomoneis* — 1, *Eolimna* — 1, *Eucocconeis* — 3, *Eunotia* — 26, *Fallacia* — 1, *Fragillaria* — 25, *Frustulia* — 5, *Geissleria* — 3, *Gomphonema* — 14, *Gyrosigma* — 1, *Hantzschia* — 2, *Hippodonta* — 4, *Karayevia* — 1, *Kobaysiella* — 1, *Lemnicola* — 1, *Luticola* — 2, *Mayamaea* — 1, *Meridion* — 2, *Navicula* — 46, *Naviculadicta* — 5, *Neidium* — 11, *Nitzschia* — 40, *Nupela* — 1, *Pinnularia* — 28, *Placoneis* — 4, *Planothidium* — 12, *Psammothidium* — 12, *Rhoicosphenia* — 1, *Rossithidium* — 3, *Sellaphora* — 5, *Stauroneis* — 9, *Stenopterobia* — 1, *Surirella* — 8, *Synedra* — 1, *Tabellaria* — 2, *Tetracyclus* — 1). При этом было обнаружено около 200 таксонов, новых для флоры бассейна Ладоги, в том числе 34, новых для флоры России. Краткие описания последних с синонимикой, оригинальные микрофотографии и комментарии по распространению и экологии приводятся ниже.

Achnanthes hintzii Lange-Bertalot et Krammer (табл. I, 2) — *Cocconeis semiaperta* Hust. Створка 10.6 мкм дл. и 8.2 мкм шир., штрихов 20 в 10 мкм.

Хийтолан.

Типовое местонахождение в Югославии, в олиготрофных-мезотрофных водоемах.

A. subexigua Hust. (табл. I, 1). Створка 21.4 мкм дл. и 5 мкм шир., штрихов 24 в 10 мкм.

Ийоки.

Cavinula mollicula (Hust.) Lange-Bertalot (табл. I, 3) — *Navicula mollicula* Hust. Створки 11.5—13.6 мкм дл. и 5.6—6.2 мкм шир., штрихов 30—40 в 10 мкм.

Ийоки.

Европа, в сильноминерализованных водах, олигосапроб.

Cymbopleura sublanceolata var. *javanica* Krammer (табл. I, 4). Створки 30.7—36.6 мкм дл. и 8.6—13.3 мкм шир., штрихов 11—12 в 10 мкм.

Авлога, Назия, Хийтолан.

Ява, Мадагаскар.

Fallacia tenera (Hust.) Mann (табл. I, 5) — *Navicula tenera* Hust., *N. uniseriata* Hust., *N. dissipata* Hust., *N. auriculata* Hust., *N. biseriata* Brockmann, *N. insociabilis* var. *dissipatoides* Hust. Створки 14.5—15.4 мкм дл. и 5.4 мкм шир., штрихов 18—19 в 10 мкм.

Хийтолан.

Космополит, эвригалинный вид.

Geissleria tringvallae (Oestr.) Metzeltin et Lange-Bertalot (табл. I, 6) — *Navicula tringvallae* Oestr., *N. latens* Krasske, *N. tecta* var. *lateens* Hust. Створки 6—23.3 мкм дл. и 10.7—11.4 мкм шир., штрихов 15 в 10 мкм.

Ийоки.

Германия, Исландия, Финляндия, Аляска.

Hantzschia calcifuga Reichardt et Lange-Bertalot (табл. I, 7). Створка 62.2 мкм дл. и 8.8 мкм шир., фибул 8 в 10 мкм, штрихов 18 в 10 мкм.

Морья.

Европа, в слабоминерализованных ацидных водоемах.

Hippodonta coxiae Lange-Bertalot (табл. II, 1, 2). Створки 12.6—23.6 мкм дл. и 4.7—5.7 мкм шир., штрихов 8—12 в 10 мкм.

Авлога, Ийоки, Назия, Мийнола, Хийтолан.

Европа, горные среднеминерализованные реки, от мезо- до эвтрофных водоемов, олигосапроб.

H. pseudopinnularia Lange-Bertalot (табл. II, 3). Створка 20 мкм дл. и 4.3 мкм шир., штрихов 9 в 10 мкм.

Мийнола.

Европа.

Navicula catalanogermanica Lange-Bertalot et Hofmann (табл. II, 4). Створка 30.7 мкм дл. и 8.2 мкм шир., штрихов 10 в 10 мкм, линеол 25 в 10 мкм.

Тохма.

Европа, в олиготрофных-эвтрофных водоемах с средней минерализацией воды, олиго-β-мезосапроб.

N. cryptotenelloides Lange-Bertalot (табл. II, 5). Створки 17.7—20 мкм дл. и 4.5—5.9 мкм шир., штрихов 14—18 в 10 мкм, линеол 40—50 в 10 мкм.

Ийоки, Хийтолан.

Европа и другие континенты, в мезо-эвтрофных озерах.

N. leistikowii Lange-Bertalot (табл. II, 6) — Створка 19.5 мкм дл. и 4.5 мкм шир., штрихов 13 в 10 мкм, ареол 30 в 10 мкм.

Хийтолан.

Европа, в олиго-мезотрофных, олигосапробных текущих и стоячих водах.

N. supergregaria Lange-Bertalot et Rumrich (табл. II, 7). Створка 25.7 мкм дл., 7 мкм шир., штрихов 18 в 10 мкм, линеол 30 в 10 мкм.

Лава.

Вероятно, космополит, солоноводный вид, α-мезогалоб.

N. viridulacalcis Lange-Bertalot (табл. II, 8, 9). Створки 37.8—68.6 мкм дл. и 11—12.8 мкм шир., штрихов 7—8 в 10 мкм, линеол 22—30 в 10 мкм.

Хийтолан.

Вероятно, космополит, олиго-мезотрофные водоемы.

N. cf. *wygaschii* Lange-Bertalot (табл. II, 10). Створка 18.2 мкм дл. и 5.4 мкм шир., штрихов 15 в 10 мкм, линеол 50 в 10 мкм.

Хийтолан.

Европа, в олигосапробных водах.

Naviculadicta cf. *stauroneiodes* Lange-Bertalot (табл. II, 11). Створка 27.8 мкм дл. и 7.8 мкм шир., штрихов 26 в 10 мкм.

Морья.

Nitzschia flexa Schumann (табл. III, 1) — *N. vermicularis* var. *flexa* (Schumann) Cleve-Euler. Створки 64—100 мкм дл. и 4—6.6 мкм шир., фибул 6—14 в 10 мкм, штрихов 35—50 в 10 мкм.

Лава, Морья, Хийтолан.

Европа, в среднеминерализованных водах.

N. flexoides Geitler (табл. III, 2). Створки 67—82.3 мкм дл. и 3.2—3.8 мкм шир., фибул 12—16 в 10 мкм, штрихов 32—40 в 10 мкм.

Лава, Хийтолан.

N. pumila Hustedt (табл. III, 3). Створки 48.6—57 мкм дл. и 2.5—3.5 мкм шир., фибул 14—16 в 10 мкм, штрихов 40—45 в 10 мкм.

Ийоки. Тохма, Хийтолан.

Европа.

Pinnularia eifelana Krammer (табл. III, 4) — *P. esoxiformis* var. *eifelana* Krammer. Створка 45.5 мкм дл. и 10 мкм шир., штрихов 9 в 10 мкм.

Авлога.

P. parvulissima Krammer (табл. III, 5). Створка 80 мкм дл. и 12.2 мкм шир., штрихов 9 в 10 мкм.

Морья.

P. pulchra var. *subtilis* Schimanski (табл. III, 6). Створка 36.6 мкм дл. и 6.6 мкм шир., штрихов 11 в 10 мкм.

Лава.

P. rupestis var. *cuneata* Krammer (табл. III, 7). Створка 33 мкм дл. и 8 мкм шир., штрихов 8 в 10 мкм.

Авлога.

P. cf. *similis* Hustedt (табл. III, 8). Створка 62.8 мкм дл. и 9.3 мкм шир., штрихов 12 в 10 мкм.

Ийоки.

P. subcommutata Krammer (табл. III, 9) — *Navicula viridis* var. *commutate* Grun. Створка 89 мкм дл. и 17.8 мкм шир., штрихов 8 в 10 мкм.

Авлога.

Космополит, в олиготрофных-мезотрофных водоемах.

P. subgibba Krammer (табл. III, 10). Створка 98 мкм дл. и 15.5 мкм шир., штрихов 9 в 10 мкм.

Ийоки.

Космополит, в олиготрофных водоемах.

Placoneis constans var. *symmetrica* (Hustedt) Cox (табл. IV, 1) — *Navicula constans* var. *symmetrica* Hust. Створки 22.8—36.4 мкм дл. и 10.7—13.3 мкм шир., штрихов 9—14 в 10 мкм, ареол 25—30 в 10 мкм.

Ийоки, Морья.

Европа.

Planothidium biporomum (Hohn et Hellermann) Lange-Bertalot (табл. IV, 2) — *Achnanthes biporoma* Hohn et Hellermann, *A. lanceolata* ssp. *biporoma* (Hohn et Hellermann) Lange-Bertalot, *Achnanteiopsis biporoma* (Hohn et Hellermann) Lange-Bertalot. Створки 11.7—15.4 мкм дл. и 4.1—5.4 мкм шир., штрихов 14—18 в 10 мкм.

Ийоки, Хийтолан.

Вероятно космополит, олиготрофные водоемы.

P. granum (Hohn et Hellermann) Lange-Bertalot (табл. IV, 3, 4) — *Achnanhes grana* Hohn et Hellermann, *Achnantheiopsis holstii* (Cleve) Lange-Bertalot. Створки 6.2—11.8 мкм дл. и 3.3—4.5 мкм шир., штрихов 13—18 в 10 мкм.

Лава.

Европа, Канада, олиготрофные-мезотрофные водоемы.

Psammothidium abundans (Manguin) Bukhtiyarova et Round (табл. IV, 5) — *Achnanthes abundans* Manguin, *A. abundans* var. *elliptica* Manguin. Створка 11.4 мкм дл. и 3.4 мкм шир., штрихов 35 в 10 мкм.

Лава.

P. lauenburgianum (Hust.) Bukhtiyarova et Round (табл. IV, 6, 7) — *Achnanthes lauenbugrianum* Hust. Створки 7.1—9.7 мкм дл. и 3.8—4.7 мкм шир., штрихов 17—35 в 10 мкм.

Авлога, Лава, Тохма.

Северное полушарие, олиготрофные-мезотрофные водоемы.

Surirella brebissonii var. *punctata* Krammer (табл. IV, 8). Створки 18.6—54.4 мкм дл. и 9—22.2 мкм шир., ребер 30—40 в 100 мкм.

Ийоки, Морья.

Космополит, в средне-высокоминерализованных водах.

Surirella terricola Lange-Bertalot et Alles (табл. IV, 9). Створки 25—29.3 мкм дл. и 8.6—9.2 мкм шир., ребер 60—70 в 100 мкм.

Ийоки.

Значительное увеличение числа родов связано в основном с выделением новых таксонов этого ранга из *Cymbella* sensu lato, *Navicula* sensu lato и *Achnanthes* sensu lato (Bukhtiyarova, Round, 1996; Round, Bukhtiyarova, 1996; Krammer, 1997a, b, 2003; Lange-Bertalot, 2001). Вместе с тем нами зафиксированы представители таких новых родов, как *Brachysira*, *Neiduim*, *Denticula*, *Stenopterobia*. Более половины обнаруженных видов описано недавно, поэтому точные данные по их распространению и экологии пока отсутствуют. Ареалы многих приведенных видов ограничиваются Европой, часть их относится к широко распространенным видам или космополитам. Представляют интерес находки *Cymbopleura sublanceolata* var. *javanica* в Авлоге, Назии, Хийтолане, поскольку до сегодняшнего дня эта разновидность была отмечена только на Яве и Мадагаскаре. Большинство найденных видов характерны для олиготрофно-мезотрофных водоемов со слабой-средней минерализацией воды, при этом один вид *Navicula supergregaria* относится к солоноводным.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49330).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—91.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Некоторые новые и редкие виды центрических диатомовых водорослей водоемов Северо-Запада России и Прибалтики // Биология внутренних вод. 2001. № 3. С. 11—19.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Интересные и новые для России представители рода *Aulacoseira* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 117—122, 174, 175.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Новые и интересные находки представителей рода *Aulacoseira* в реках Северо-Запада России // Новости систематики низших растений. 2005. Т. 38. С. 32—37.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Bacillariophyta малых притоков Ладожского озера. 1. *Centrophyceae* // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 4. С. 533—538.

Петрова Н. А. Фитопланктон Ладожского озера // Растительные ресурсы Ладожского озера. Л., 1968. С. 73—130.

Трифонова И. С., Афанасьева А. Л., Павлова О. А. Таксономический состав фитопланктона основных притоков Ладожского озера и реки Невы // Новости систематики низших растений. 2001. Т. 35. С. 34—55.

Станиславская Е. В., Горченко А. С. Разнообразие водорослей перифитона в притоках Ладожского озера // Новости систематики низших растений. 2005. Т. 39. С. 79—98.

Bukhtiyarova L., Round F. E. Revision of the genus *Achnanthes* sensu lato section *Marginulatae* Bukht. sect. nov. of *Achnanthidium* Kütz. // Diatom Research. 1996. Vol. 11. N 1. P. 1—30.

Krammer K. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 1. Allgemeines und *Encyonema* part // Bibl. Diatomologica. 1997a. Bd 36. S. 1—382.

Krammer K. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2. *Encyonema* part., *Encyonopsis* und *Cymbellopsis* // Bibl. Diatomologica. 1997b. Bd 37. S. 1—469.

Krammer K. The genus *Punnularia* // Diatoms of Europe. Diatoms of the European inland waters and comparable habitats. 2000. Vol. 1. Rugell. P. 1—703.

Krammer K. Cymbella // Diatoms of the European inland waters and comparable habitats. 2002. Vol. 3. Rugell. P. 1—584.

Krammer K. Cymbopleura, Delicata, Navicymbula, Gomphocymbellopsis, Afrocymbella // Diatoms of the European inland waters and comparable habitats. 2003. Vol. 4. Rugell. P. 1—530.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 1: *Naviculaceae* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Bd 2/1. Stuttgart; Jena, 1986. 876 S.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 2: *Epithemiaceae, Bacillariaceae, Surirellaceae* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Bd 2/2. Stuttgart; Jena, 1988. 611 S.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 3: *Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Bd 2/3. Stuttgart; Jena, 1991a. 576 S.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 4: *Achnanthaceae*, Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema* Gesamtliteraturverzeichnis // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Bd 2/4. Stuttgart; Jena, 1991b. 536 S.

Lange-Bertalot H. Navicula sensu stricto, 10 Genera separated from *Navicula* sensu lato, *Frustulia* // Diatoms of the European inland waters and comparable habitats. 2001. Vol. 2. Rugell. P. 1—526.

Round F. E., Bukhtiyarova L. Four new genera based on *Achnanthes* (*Achnanthidium*) together with a re-definition of *Achnanthidium* // Diatom Research. 1996. Vol. 11. N 2. P. 345—361.

SUMMARY

The study of phytoplankton in 8 tributaries of the Ladoga Lake using scanning electron microscopy has revealed 346 taxa of *Pennatophyceae* from 55 genera. A list of species of pinnate diatoms in the Ladoga basin has been widened with 200 species, varieties and forms including 34 taxa new to the flora of Russia. These new taxa belong, mainly, to recently described species from oligotrophic and mesotrophic waterbodies of Europe.

УДК 582. 333. 39 (571) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 12

© В. А. Бакалин

CHEILOLEJEUNEA OBTUSIFOLIA (*LEJEUNEACEAE, HEPATICAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ РОССИИ

V. A. BAKALIN. *CHEILOLEJEUNEA OBTUSIFOLIA* (*LEJEUNEACEAE, HEPATICAE*), A NEW SPECIES FOR RUSSIA

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159
E-mail: v_bak@list.ru
Поступила 19.01.2007
Окончательный вариант получен 09.07.2008

При определении коллекции печеночников, собранных на Алексеевском хребте (Приморский край, российский Дальний Восток), выявлен *Cheilolejeunea obtusifolia* S. Hatt., не указывавшийся ранее для бриофлоры России. Описана морфология вида, обсуждаются положение рода в системе *Lejeuneaceae*, а также экология и распространение таксона.
Ключевые слова: *Hepaticae, Cheilolejeunea obtusifolia*, Дальний Восток, Приморский край.

В октябре 2006 г. нами была предпринята экспедиционная поездка на Алексеевский хребет, расположенный в Партизанском р-не Приморского края и представ-

ляющий собой, в орографическом плане, цепь гор с вершинами 1400—1500 м над ур. м. и наивысшей точкой 1669 м над ур. м. — горой Ольховой. Во время работы нами был дважды собран на значительном удалении друг от друга мелкий листостебельный печеночник. Набегающая спинная и кармашковидная брюшная лопасти листьев, а также периантий с 5 ребрами и стянутым в узкий носик устьем свидетельствовали о принадлежности растений к сем. *Lejeuneaceae*. Позже, при лабораторной обработке материала, было определено, что собранный образец относится к *Cheilolejeunea obtusifolia* (Steph.) S. Hatt., ранее не указывавшейся для России. Приводился лишь один вид из рода *Cheilolejeunea* С. К. Гамбарян (1992). В своей сводке «Антоцеротовые и печеночники Южного Приморья» упоминает среди редких печеночников Приморского края *Cheilolejeunea khasiana* (Mitt.) N. Kitag. Однако в гербарии (VLA) данный образец отсутствует, как и информация о местонахождении экологии этого вида в России.

Род *Cheilolejeunea* принадлежит к типовому подсем. *Lejeneoideae*, для представителей которого характерно наличие тонкой ножки спорогона, образованной 12 продольными рядами клеток, прозрачными, без узловатых утолщений стенками внешнего слоя коробочки, прозрачными беловатыми элатерами, 7 рядами кортикальных клеток стебля и широко прикрепленной брюшной лопастью листа с двумя зубцами, из которых один (первый или второй) подвергается значительной редукции.

Внутри подсемейства род *Cheilolejeunea* наиболее близок к родам *Leucolejeunea* A. Evans и *Lejeunea* Libert. От первого род отличается двураздельными (против цельных) амфигастриями, а от второго — редуцированным первым зубцом, но хорошо развитым вторым (у *Lejeunea* наблюдается редукция второго зубца при значительном развитии первого), а также наибольшим количеством (не более 3) зернистых масляных телец в клетках листа против многочисленных (20 и более) и гомогенных у *Lejeunea*.

Всего описано около 160 видов *Cheilolejeunea*, но мировая обработка рода отсутствует, а поскольку, как указывает R. M. Schuster (1980), бо́льшая часть таксонов была выделена F. Stephani в последние годы его жизни и их статус нуждается в пересмотре, возможно, число видов внутри рода будет значительно меньшим, чем сейчас предполагается. Представители *Cheilolejeunea* распространены на всех континентах, кроме Антарктиды, в субтропических и тропических зонах. Наиболее южные местонахождения известны из Тасмании: *C. albovirens* (Hook. f. et Taylor) E. A. Hodgs. (McCarthy, 2006). На север дальше проникают: в Америке *C. myriantha* (Nees et Mont.) R. M. Schust. и *C. evansii* (M. S. Tayl.) R. M. Schust. (штат Северная Каролина, около 40° с. ш.: Schuster, 1980); в Европе известен лишь один вид, найденный на Азорских островах, *C. cedercreutzii* (H. Buch et Perss.) Grolle (Schumacker, Vana, 2000); в Азии местонахождение обнаруженного нами *C. obtusifolia* находится на 43° с. ш. Точное число видов, произрастающих в Восточной Азии, не известно, вероятно оно приближается к 30. В настоящее время для Китая приводится 16 видов (So, Zhu, 1996), Японии — 13 (Yamada, Iwatsuki, 2006) и 3 для Корейского п-ова (Yamada, Choe, 1997).

Учитывая, что в отечественной литературе описание *Cheilolejeunea obtusifolia* отсутствует, целесообразно дать диагноз, составленный на основе изучения собранных нами образцов. При сравнении его с описанием, приводимым M. Mizutani (1961), выяснилось расхождение, касающееся некоторых размерных показателей, эти отличающиеся параметры помещены в квадратные скобки.

Cheilolejeunea obtusifolia (Steph.) Hatf., Misc. Bryol. Lichenol. 1 (14) : 1. 1957. Растения желтовато-грязно-зеленые или ярко-зеленые, на верхушках побегов (особен-

но веточки) до салатных, [400]450—525[600] мкм (веточки 340—360 мкм) шир. и 4—600[1000—1500] мкм дл. Ветвление латеральное.

Стебель [60—80]100—110 мкм в диам., составлен 14 клетками, наружный слой образован 7 крупными клетками 20—24 мкм в диам., внутренний состоит из одной центральной клетки и 6 окружающих, 11—13 мкм в диам.; клетки на поперечном срезе довольно толстостенные, с мелкими вогнутыми угловыми утолщениями, ризоиды малочисленные.

Листья двулопастные, набегающие, линия прикрепления на брюшной стороне проходит под углом 80—90° к оси стебля, далее идет почти параллельно оси, по длине эта часть соответствует 1/3—1/2 длины амфигастрия; на спинной стороне линия прикрепления снова меняет направление и идет почти поперечно оси стебля или даже слегка загнута вверх. Лопасти неравные, спинная в проекции грушевидная, с закругленной, отогнутой от стебля верхушкой, 280—310 мкм дл. и 220—230 мкм шир., с цельным краем; брюшная образует со спинной лопастью характерный леженеоидный кармашек, удлиненно-овальная, 150—170 мкм дл. и 120 мкм шир., на окончании несет два зубца: первый (по счету от места сочленения со спинной лопастью) около 28 мкм дл., образован 2 клетками в основании и одной верхушечной, верхушечная клетка закругленная; второй зубец около 50 мкм дл., из двух изодиаметрических клеток в основании и одной конечной, узкой и острой, длиной до 40 мкм. Амфигастрии округлые до поперечно-овальных, на 1/3 разделенные узкой вырезкой, 125—150 мкм дл. и 150—185 мкм шир. Клетки в середине спинной лопасти тонкостенные, с крупными, выпуклыми угловыми утолщениями и иногда с неявными промежуточными, 10—11[12—15] × 15—16[17—20] мкм; в середине брюшной лопасти более крупные, около 14 × 19—20 мкм. Масляные тельца по 1—3, зернистые, удлиненно-овальные.

Однодомный (автеция), но часто воспринимается как двудомный, вследствие того, что крупные мужские и женские побеги теряют связь с основным побегом. Андрецеи на основной ветви или на боковых веточках (часто оба варианта присутствуют на одном побеге) интеркалярные, 4—6 пар. Побег в месте развития андроцеев сужается до 370—380 мкм в шир. Антеридиальные листья желобчатые, брюшная лопасть увеличена и составляет до 3/4 спинной. Перихециальные листья с лопастями равной величины и формы, длиной до 330—370 мкм. Перихециальный амфигастрий обратно-трапециевидной формы, 300 мкм дл. и 170 мкм шир., на 1/3 разделен узкой вырезкой. Периантий 675—750 мкм дл. и 400—410 мкм шир., в продольном сечении неправильно овальный, с пятью четко выраженными ребрами (1 спинное, 2 боковых и 2 брюшных), верхушка стянута в узкий носик. Под периантием обычно развиты 1—2 подверхушечных побега, дающих начало полноценным ветвям. Спорофиты неизвестны (рис. 1).

Вид является одним из наиболее мелких среди восточноазиатских таксонов *Cheilolejeunea* и напоминает *Cheilolejeunea nipponica* (S. Hatt.) S. Hatt., от которого отличается более мелкими размерами побегов (400—600 мкм против 700—800), загнутым во внутрь краем спиной лопасти и строением второго зубца брюшной лопасти, оканчивающимся у *C. obtusifolia* узкой и острой клеткой с длиной, превышающей ширину в 3 раза, в то время как у *C. nipponica* верхушечная клетка по ширине равна другим клеткам брюшной лопасти, а длина ее не более чем в 1.5 раза превышает ширину. Также отметим, что нахождение *C. nipponica* в России весьма маловероятно, поскольку этот японский вид произрастает в вечнозеленых лесах лишь на южной оконечности японского архипелага.

Указывавшийся для России *C. khasiana* (Mitt.) N. Kitag., распространенный в широколиственных и субальпийских хвойных лесах в Средней и Южной Японии, отли-

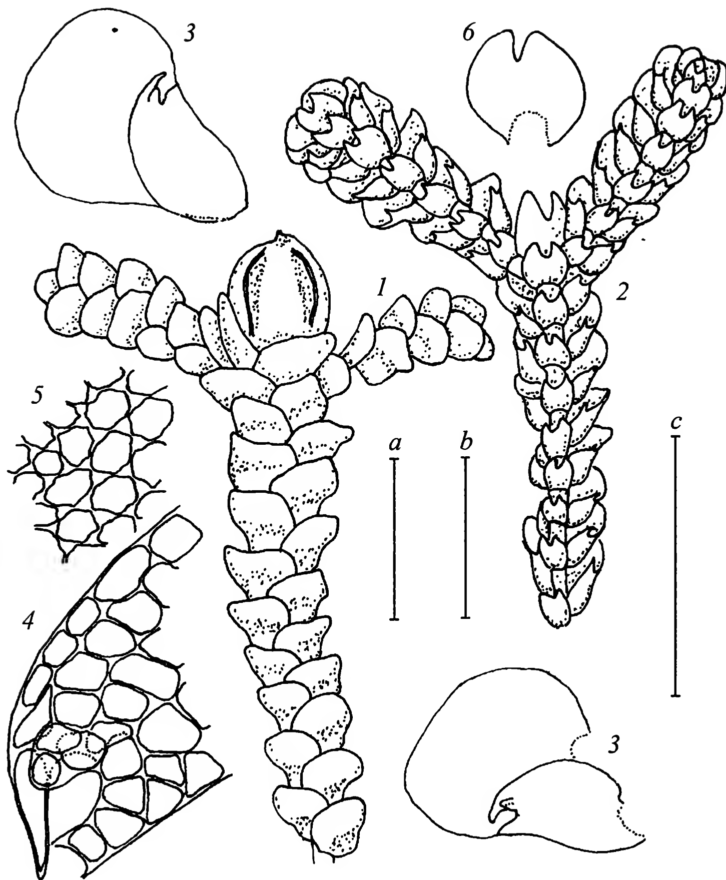


Рис. 1. *Cheilolejeunea obtusifolia* (Steph.) S. Hatt.

1 — побег с периантием, вид со спинной стороны; *2* — побег, вид с брюшной стороны; *3* — листья; *4* — окончание брюшной лопасти; *5* — клетки в середине спинной лопасти; *6* — амфигастрий. Шкалы: *a* — 10 мкм, для *4*, *5*; *b* — 200 мкм, для *3*, *6*; *c* — 1000 мкм для *1*, *2*. (*1*, *2* — из P-65-32-06, Приморский край, гора Ольховая, 03 X 2006, В. А. Бакалин; *3*—*6* — из P-68-20-06. Приморский край, ручей Еломовский, 06 X 2006, В. А. Бакалин).

чается от *C. obtusifolia* более крупными размерами побегов (900—1000 мкм шир., против 400—600), заостренным против закругленного окончанием спинной лопасти и более крупными клетками спинной лопасти листа (15—18 × 20—22 мкм против 10—15 × 15—20 мкм).

Виды рода *Cheilolejeunea* встречаются в различных климатических зонах и в разных высотных поясах, от листопадных широколиственных лесов до влажных тропиков, где произрастают на влажных скалах, стволах и ветвях деревьев, гнилой древесине, реже поселяются на живых листьях (например, *C. trifaria* (Reinw. et al.) Mizut.). *C. obtusifolia* из всех видов рода имеет наиболее северное распространение и нередко встречается в Японии и в Южной Корее (Mizutani, 1961), а также недавно обнаружена в Китае (So, Zhu, 1996), где произрастает на стволах деревьев и влажных скалах на высотах менее 1500 м над ур. м. в широколиственных лесах.

Нами вид был собран дважды. Первое местонахождение расположено на высоте 1500 м над ур. м. в елово-березовом папоротниково-кустарниковом лесу (гора Ольховая 43°20′ с. ш. 133°39′ в. д., P-65-32-06, 03 X 2006, В. А. Бакалин), где печеноч-

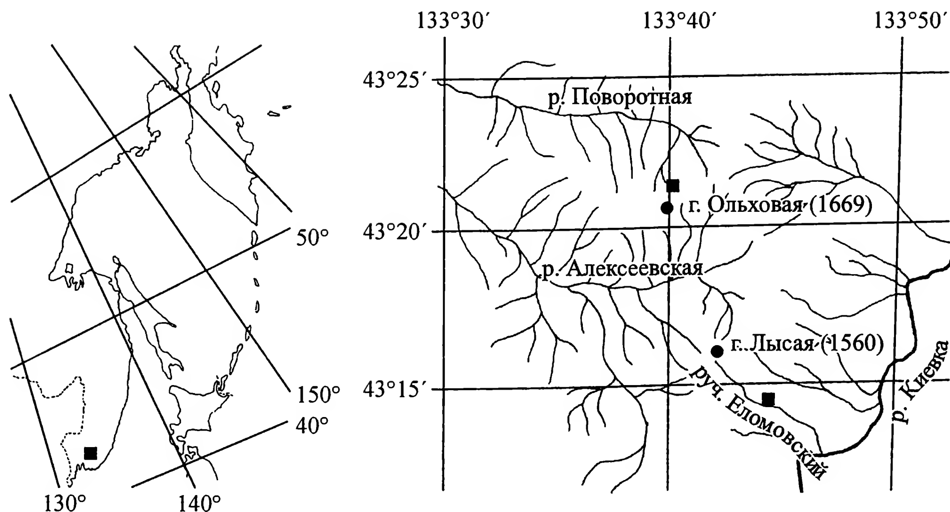


Рис. 2. Места сбора образцов *Cheilolejeunea obtusifolia* (Steph.) S. Hatt. (обозначены черными квадратами).

ник произрастал на влажных утесах каньона ручья. Второе расположено на высоте 500 м над ур. м. в полидоминантном, преимущественно хвойном (*Picea*, *Abies*, *Taxus*, *Phellodendron* и др.) лесу в пойме ручья, где вид был собран также на влажных скалах вдоль берега (ключ Еломовский 43°15′ с. ш. 133°43′ в. д. Р-68-20-06, 06 X 2006, В. А. Бакалин) (рис. 2).

Таким образом, субстратная приуроченность *C. obtusifolia* в России соответствует таковой в Японии, однако в Приморском крае он встречается преимущественно в хвойных лесах, а не в сообществах, образованных восточноазиатскими видами таких родов, как *Quercus*, *Juglans* и др. Очевидно, это связано с сухостью климата (по сравнению с северной Японией), и единственным сообществом, в котором этот вид может произрастать в континентальной России, являются темнохвойные горные леса Сихотэ-Алиня, увлажняемые летними муссонными ветрами. Эта особенность распространения восточноазиатских видов в Приморском крае была выявлена и описана на ряде примеров нами ранее (Бакалин, 2008).

Нахождение *Cheilolejeunea obtusifolia* в Приморском крае было вполне ожидаемо и соответствует по широте северной окраине ареала вида на о-ве Хоккайдо. Весьма вероятно, что таксон будет обнаружен в темнохвойном поясе других орографических поднятий Южного Сихотэ-Алиня, а также на южных Курильских островах.

Благодарности

Автор признателен сотрудникам, принявшим участии в экспедиции на Алексеевский хребет Приморского края, и особенно М. С. Игнатову (ГБС РАН) и В. Я. Черданцевой (БПИ ДВО РАН) за помощь при сборе материала и выборе мест для проведения исследований.

Работа частично поддержана грантами Российского фонда фундаментальный исследований (проект № 06-05-64137), ДВО РАН (проекты 06-III-А-06-153, 06-III-В-06-190) и Фондом содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бакалин В. А. Особенности флоры печеночников юга российского Дальнего Востока: характерные черты и состояние изученности // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 10. С. 1557—1544.

Гамбарян С. К. Антоцеротовые и печеночники Южного Приморья. Владивосток, 1992. 164 с.

McCarthy P. M. Checklist of Australian Liverworts and Hornworts. Australian Biological Researches Study, Canberra. Version 6 Apr. 2006. (http://www.anbg.gov.au/abrs/liverwortlist).

Mizutani M. A revision of Japanese Lejeuneaceae // J. Hattori Bot. Lab. 1961. N 36. P. 115—302.

Schumacker R., Vana J. Identification keys to the liverworts and Hornworts of Europe and Macaronesia // Documents de la Station scientifique des Hautes-Fagnes. 2000. N 31. P. 1—160.

Schuster R. M. The Hepaticae and Anthocerotae of North America. New York, 1980. 1334 p.

So M. L., Zhu R. L. Two newly recorded species of the genus Cheilolejeunea (Lejeuneaceae, Hepaticae) in Hong Kong and China // Bull. Acad. Sin. 1996. Vol. 37. N 4. P. 275—280.

Yamada K., Choe D.-M. A checklist of Hepaticae and Anthocerotae in the Korean Peninsula // J. Hattori Bot. Lab. 1997. N 81. P. 281—306.

Yamada K., Iwatsuki Z. Catalog of the hepatics of Japan // J. Hattori Bot. Lab. 2006. N 99. P. 1—106.

SUMMARY

Cheilolejeunea obtusifolia (S. Hatt.) S. Hatt. is newly recorded for Russian liverwort flora in the collection from Alekseevsky Range (Primorsky Territory, Russian Far East). Morphological description of the species is provided. Its systematic position, ecology and distribution are discussed.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК [582.5. 58.086] (—925.13)

© П. Г. Жукова, В. В. Коцеруба, В. В. Петровский

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ РАСТЕНИЙ СЕВЕРА ЕВРАЗИИ

P. G. ZHUKOVA, V. V. KOTSERUBA, V. V. PETROVSKY. CHROMOSOME NUMBERS OF PLANT SPECIES OF THE EURASIAN NORTH

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: viola.kotseruba@gmail.com
Поступила 02.03.2009

Публикуются результаты определений числа хромосом у 172 видов сосудистых растений из арктических и субарктических районов Евразии. Впервые публикуются числа хромосом для *Minuartia jacutica* Karav. — 2n = 24 и для *Potentilla lenensis* Soják — 2n = 28, 2n = 42. Новые числа хромосом выявлены у *Claytonia sarmentosa* C. A. Mey. — 2n = 40, у *Saxifraga spinulosa* Adams — 2n = 20, у *Taraxacum kuvaevii* Tzvel. — 2n = 16. Отмечаются новые случаи внутривидовой кариологической дифференциации. Приводятся уточнения некоторых прежних определений для отдельных таксонов.

Ключевые слова: хромосомные числа, растения севера Евразии, полиплоидные ряды, кариологические расы, видообразование.

При подготовке кариологических данных для публикации в готовящемся «Конспекте флоры Циркумполярной Арктики» авторами критически просмотрены и систематизированы материалы (препараты и гербарные образцы) по определению числа хромосом у растений из северных районов Евразии. В абсолютном большинстве это виды российской Арктики и Субарктики. Мы сочли возможным и целесообразным опубликовать ранее не появлявшуюся в печати часть этих материалов. В основном в них содержатся результаты повторных определений числа хромосом у редких и критических таксонов, а также у ранее не исследовавшихся видов в разных частях их ареалов. В связи с этим далее в работе помещены краткие комментарии для некоторых образцов и отдельных таксонов. Эти образцы отмечены в таблице знаком.*

Повторно отмечено наличие нескольких кариологических рас в североякутских популяциях *Deschampsia sukatschewii* (Popl.) Roshev. (2n = 26, 28, 42), *Poa botrioides* (Trin. ex Griseb.) Kom. (2n = 28, 42, 56), в чукотских популяциях *Poa arctica* R. Br. (2n = 62, 70), *Poa pratensis* L. (2n = 52, 62).

Вновь зафиксирована кариологическая дифференциация внутри широко трактуемого вида *Bromopsis pumpelliana* (Scribn.) Holub, где раса, рассматриваемая в качестве подвида subsp. *arctica* (Schear) Tzvel., константно оказывается тетраплоидной (2n = 28) в отличие от октоплоидной типовой (2n = 56).

Уточнены числа хромосом у образцов *Carex glareosa* Wahlb.: оба образца имеют 2n = 66, как у большинства арктических растений этого вида (Love, Love, 1975). Два наших прежних подсчета на препаратах публикуемых образцов (Жукова, Петровский, 1980; Петровский, Жукова, 1981) оказались неточными.

Название вида	Номер образца	2n	Район сбора образца
Potamogetonaceae			
Potamogeton alpinus Balb. subsp. *tenuifolius* (Rafin.) Hult.	73-86T	52	Сев. Якутия, пос. Походск
P. borealis Rafin.	72-137	86	Вост. Чукотка, гора Гильмимлиней
P. friesii Rupr.	73-88T	26	Сев. Якутия, пос. Походск
P. pectinatus L.	72-133	86	Вост. Чукотка, гора Гильмимлиней
Poaceae			
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	74-279T	56	Зап. Чукотка, полярная ст. Раучуа
Agrostis kudoi Honda	74-107T	28	Анюйское нагорье, ручей Ягодный
Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaerth., Mey. et Scherb. s. str.	75-235Ж	28	СВ Якутия, пос. Усть-Нера
C. purpurascens R. Br.	С-78-1972	42	Зап. Чукотка, р. Тавремлян
	С-80-446	41	Зап. Чукотка, оз. Тытыль
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	77-43T	26	Вост. Чукотка, гора Иони
D. sukatschewii (Popl.) Roshev.*	75-96	26	СВ Якутия, хр. Улахан-Чистай
	75-188Ж	28	СВ Якутия, пос. Усть-Нера
	73-59T	42	Сев. Якутия, пос. Походск
Poa arctica R. Br. s. str.*	74-351T	62	Зап. Чукотка, факт. Крестовая
	68-750	>70	Зап. Чукотка, г. Певек
	75-212Ж	70	СВ Якутия, пос. Усть-Нера
P. botryoides (Trin. ex Griseb.) Kom.*	75-252Ж	28	Там же
	75-300Ж	42	СВ Якутия, ручей Ыт-Юрях
	75-267Ж	56	СВ Якутия, ручей Мэкчэргэ
P. palustris L.	С-77-1969	56	Зап. Чукотка, р. Кытеп-Гуйтеньрывеем
P. pratensis L. s. str.*	74-196T	52	Зап. Чукотка, с. Погындено
	76-35M	62	Зап. Чукотка, р. Лельвергыргын-верховья
Puccinellia borealis Swall. s. str.	64-304	42	Зап. Чукотка, пос. Апапельхино
	68-63П	42	Зап. Чукотка, г. Певек
	С-77-1967	42	Зап. Чукотка, р. Кытеп-Гуйтеньрывеем
	73-108T	42	Сев. Якутия, пос. Походск
Festuca altaica Trin.	С-80-453	28	Зап. Чукотка, оз. Илирней
F. auriculata Drob.	68-30П	14	Центр. Чукотка, р. Комариная
F. brachyphylla Schult. et Schult. fil.	68-39K	42	Центр. Чукотка, оз. Эльгыгытгын
	СГ-75-880	42	Сев. Якутия, пос. Черский
	С-68-754	42	Зап. Чукотка, г. Певек
	СГ-76-001	42	Зап. Чукотка, р. Мал. Кепервеем
	67-69K	42	Анюйское нагорье, р. Ергувеем
	67-116K	42	Там же
	67-162K	42	Вост. Чукотка, хр. Искатень
	67-179K	42	Там же
F. brevissima Jurtz. s. str.	81-124V	14	Анюйский хребет, р. Гремучая
F. brevissima subsp. *contracta* Yurtz.	81-128	14	Там же
	67-14П	14	Вост. Чукотка, пос. Эгвекинот
	74-20C	14	Южн. Чукотка, пос. Беринговский
F. hyperborea Holmen ex Frederiksen	67-174K	28	Вост. Чукотка, хр. Искатень

Название вида	Номер образца	2n	Район сбора образца
F. rubra L. subsp. *arctica* (Hack.) Govor.	67-11K	42	Зап. Чукотка, пос. Бараниха
	67-60K	42	Зап. Чукотка, р. Раучуа
	67-76K	42	Зап. Чукотка, р. Чаун
Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub s. str.	76-25K	56	СВ Якутия, р. Иньяли — устье
	C-78-1971	56	Зап. Чукотка, р. Тавремлян
	C-78-1975	56	Там же
	C-79-2022	56	О-в Врангеля, бухта Сомнительная
B. pumpelliana (Scribn.) Holub subsp. *arctica* (Schear) Tzvel.*	C-79-2050	28	Зап. Чукотка, р. Яракваам
Elymus kronokensis (Kom.) Tzvel. var. *borealis* (Turcz.) Tzvel.	75-316Ж	28	СВ Якутия, р. Антагачан
var. *scandicus* (Nevski) Tzvel.	C-79-2034	28	Зап. Чукотка, пос. Билибино
E. macrourus (Turcz.) Tzvel. subsp. *neplianus* (V. Vassil.) Tzvel.	74-121T	28	Анюйское нагорье, ручей Ягодный
Cyperaceae			
Carex glareosa Wahlb.*	79-144	66	О-в Врангеля, лагуна Попова
	78-124	66	Анюйское нагорье, р. Сухарная
C. norvegica Retz.*	78-66	56	Анюйское нагорье, р. Люпвеем
C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela	71-233	80	О-в Врангеля, р. Неизвестная
C. schmidtii Meinsh.	73-48V	62	Анюйское нагорье, оз. Илирней
C. trautvetteriana Kom.	78-75	58	Анюйское нагорье, р. Люпвеем
C. williamsii Britt.	77-45T	46	Вост. Чукотка, оз. Иони
C. wiluica Meinsh.	74-170T	70	Зап. Чукотка, с. Погындено
Convallariaceae			
Smilacina trifolia (L.) Desf.	82-140	36	Зап. Чукотка, гора Вулканная
Salicaceae			
Populus tremula L.	76-83M	38	Зап. Чукотка, р. Мал. Кепервеем
Salix hastata L.	74-04	38	Вост. Чукотка, мыс Краузе
S. lanata L. subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts.	77-114	38	Там же
S. phlebophylla Anderss.	74-58L	38	» »
S. polaris Wahlenb.	71-08P1	114	Вост. Чукотка, хр. Искатень
	72-30	114	Вост. Чукотка, пос. Лаврентия
S. pseudopentandra (B. Floder.) B. Floder.	C-79-2013	76	Зап.Чукотка, пос. Билибино
S. pulchra Cham.	74-19L	76	Вост. Чукотка, мыс Краузе
S. reticulata L.	74-03L	38	Там же
	74-44T	38	Анюйское нагорье, ручей Ягодный
S. tschuktschorum A. Skvorts.	77-224	114	Южн. Чукотка, хр. Пекульней, р. Бычья
Betulaceae			
Betula cajanderi Sukacz.	67-206K	28	Колымское нагорье, пос. Дебин
B. divaricata Ledeb.	67-616K	42	Там же
B. extremiorientalis Kuzen. et V. Vassil.	76-12K	28	СВ Якутия, устье р. Иньяли
Polygonaceae			
Rumex acetosa L. subsp. *lapponicus* Hiit.	72-118	15	Вост. Чукотка, р. Гильмимливеем
R. acetosa L. subsp. *pseudoxyria* Tolm.	76-85M	14	Зап. Чукотка, р. Мал. Кепервеем

Название вида	Номер образца	2n	Район сбора образца
R. graminifolius Lamb. s. str.	74-21T	14	Зап. Чукотка, верховья р. Погынден
	76-19M	14	Зап. Чукотка, р. Лельвергыргын
	СГ-78-600	14	СВ Якутия, с. Крутая Дресва
R. graminifolius var. *subspathulata* (Trautv.) Tolm.	СГ-78-601	14	Там же
R. hultenii Tzvel. (*R. sibiricus* auct.)*	С-75-1565	20	Зап. Чукотка, пос. Погындено
Chenopodiaceae			
Chenopodium prostratum Bunge s. l. [=*C. karoi* (Murr.) Aellen]	СГ-81-57	36	Южн. Чукотка, пос. Утесики
Portulacaceae			
Claytonia sarmentosa C. A. Mey*	77-40T	40	Вост. Чукотка, оз. Иони
Caryophyllaceae			
Stellaria ciliatosepala Trautv.	СГ-87-65	72	Анюйское нагорье, р. Алучин
	СГ-87-66	72	Там же
S. dahurica Willd. ex Schlecht.	СГ-86-68	104	Сев. Якутия, пос. Батагай
S. dicranoides (Cham. et Schlecht.) Fenzl	72-06	26	Вост. Чукотка, пос. Лаврентия
S. fischeriana Ser.	С-74-1431	26	Зап. Чукотка, верховья р. Погынден
S. humifusa Rottb.	72-149	26	Вост. Чукотка, р. Гильмимливеем
S. monantha Hult.	СГ-80-81	52	Зап. Чукотка, пос. Илирней
	СГ-85-11	52	Зап. Чукотка, р. Паннаваам
S. peduncularis Bunge*	СГ-83-23	104	Сев. Якутия, пос. Оленегорск
	СГ-83-24	104	Там же
	СГ-86-69	104	Сев. Якутия, пос. Батагай
	СГ-87-64	104	Анюйское нагорье, р. Пеженка
Cerastium arvense L.	С-69-799	36	О-в Врангеля, р. Мамонтовая
C. maximum L.	С-79-2061	38	П-ов Ямал, мыс Каменный
Minuartia jacutica Karav.*	СГ-86-17	24	Сев. Якутия, пос. Батагай
M. verna (L.) Hiern	СГ-69-313	24	СВ Якутия, пос. Усть-Нера
Eremogone formosa (Fisch.) Fenzl	СГ-70-80	44	Колымское нагорье, Ольское плато
Silene stenophylla Ledeb.	СГ-77-1893	24	Вост. Чукотка, оз. Иони
Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozhanczikov	С-74-1400	24	Вост. Чукотка, мыс Краузе
G. involucrata (Cham. et Schlecht.) A. et D. Love (*G. affinis* auct.)	СГ-69-3002	48	Вост. Чукотка, о-в Колючин
	С-79-2020	48	Зап. Чукотка, пос. Билибино
G. macrosperma (A. Pors.) Tolm. et Kozhanczikov	СГ-74-447	48	Центр. Чукотка, р. Рывеем
	СГ-74-448	48	Там же
Dianthus repens Willd.	С-80-2140	60	Анюйское нагорье, оз. Тытыль
Ranunculaceae			
Caltha arctiva R. Br.	74-49M	60	СВ Якутия, хр. Улахан-Тас
C. palustris L. subsp. *sibirica* (Regel) Hult.	73-08T	58	Сев. Якутия, пос. Походск
Trollius chartosepalus Schipcz.	С-83-2241	16	Зап. Чукотка, оз. Друмлинное
Pulsatilla multifida (G. Pritz.) Juz	С-73-1356	16	Анюйское нагорье, оз. Илирней
Ranunculus affinis R. Br.	76-69K	32	Вост. Чукотка, пос. Янракиннот
Ranunculus affinis R. Br.	78-121V	48	СВ Якутия, р. Сухарная
R. gmelinii DC.	74-312T	16	Зап. Чукотка, пос. Раучуа
	76-18M	16	Зап. Чукотка, р. Лельвергыргын
	77-47V	16	Зап. Чукотка, р. Кытеп-Гуйтеньрывеем

Название вида	Номер образца	2n	Район сбора образца
	82-139	16	Анюйский хребет, гора Вулканная
R. hyperboreus Rottb. subsp. *tricrenatus* (Rupr.) A. et D. Love	72-53	32	Вост. Чукотка, пос. Лаврентия
R. sulphureus C. J. Phipps	71-52П	*80	О-в Врангеля, р. Гусиная
R. turneri Greene s. str.	74-327Т	28	Зап. Чукотка, пос. Раучуа
R. turneri Greene subsp. *jacuticus* (Ovcz.) Tolm.	76-13К	14	СВ Якутия, устье р. Иньяли
Leptopyrum fumarioides (L.) Reichenb.	СГ-86-14	14	Сев. Якутия, пос. Батагай
Papaveraceae			
Papaver detritophilum Petrovsky*	С-66-475	42	Чукотское нагорье, р. Сев. Умкрыннет
	С-68-81	42	Анадырское нагорье, р. Комариная
	С-68-893	42	Там же
	СГ-81-01	42	Анюйское нагорье, оз. Верхний Илирней
	СГ-82-09	42	Южн. Чукотка, оз. Нутенеут
	СГ-82-10	42	Там же
	СГ-82-20	42	Зап. Чукотка, р. Лев. Саламиха
	СГ-82-21	42	Там же
	СГ-83-05	42	Зап. Чукотка, оз. Друмлинное
	СГ-83-35	42	Там же
	СГ-83-42	42	Зап. Чукотка, р. Привальная
	СГ-83-01СН	42	Вост. Чукотка, оз. Тихое
	СГ-83-03СН	42	Там же
	СГ-83-02СН	42, 56	Вост. Чукотка, р. Синевеем
	СГ-85-02	42	Анюйское нагорье, ручей Лозниковый
	СГ-85-03	42	Там же
	СГ-85-05	42	Анюйское нагорье, р. Гуйгукеньев
	СГ-85-06	42	Анюйское нагорье, р. Мырговаам
	СГ-85-21	42	Там же
	СГ-87-38	42	Зап. Чукотка, Олойский хр., р. Кенке
	СГ-87-43	42	Там же
P. hypsipetes Petrovsky*	СГ-87-41	28	» »
	СГ-82-05	28	Анюйское нагорье, пос. Стадухино
	СГ-82-06	28	Там же
	СГ-82-07	28	» »
P. lapponicum (Tolm.) Nordh. subsp. *orientale* Tolm.*	СГ-70-05	42	Сев. Якутия, пос. Тикси
	СГ-78-002	42	СВ Якутия, р. Сухарная
	СГ-74-27	42	Анюйское нагорье, гора Дуга
	СГ-80-113	42	Чукотское нагорье, р. Паляваам
	СГ-81-200	42	Сев. Чукотка, пос. Биллингс
P. lapponicum (Tolm.) Nordh. subsp. *jugoricum* (Tolm.) Tolm.	С-84-93	56	Ж-д. ст. Полярный Урал, гора Шлем
P. microcarpum Greene s. str.*	С-68-111	14	Зап. Чукотка, пос. Комсомольский
	СГ-68-114	14	Анадырское нагорье, р. Комариная
	СГ-68-122	14	Там же
	СГ-72-17	14	Анадырское нагорье, р. Горностаевая
	СГ-73-20	14	Анюйское нагорье, оз. Илирней
	СГ-1345	14	Анюйское нагорье, пос. Илирней
	СГ-87-40	14	Зап. Чукотка, Олойский хребет, р. Кенке

Название вида	Номер образца	2n	Район сбора образца
P. microcarpum Greene subsp. *czekanowskii* (Tolm.) Tolm.	СГ-76-1701	14	Анюйское нагорье, пос. Билибино
P. multiradiatum Petrovsky	СГ-85-24	42	О-в Врангеля, бухта Сомнительная
	СГ-85-26	42	Там же
	СГ-85-43	42	» »
P. nudicaule L. s. l.	СГ-05-1188	42	ЮВ Таймыр, р. Котуй — среднее течение
P. udicaule L. subsp. *insulare* Petrovskv	СГ-85-36	42	О-в Врангеля, бухта Сомнительная
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky	СГ-80-402	70	Южн. Чукотка, оз. Баранье
	СГ-80-09	70	Чукотское нагорье, р. Паляваам
	СГ-83-03	70	Анюйское нагорье, р. Ягодная
P. pulvinatum Tolm. s. str.*	СГ-05-104	28	Плато Путорана, оз. Лама
	СГ-05-168	28	Там же
	СГ-05-178	28	» »
	СГ-05-198	28	» »
	СГ-05-310	28	» »
	СГ-05-468	28	» »
P. pulvinatum Tolm. subsp. *interius* Petrovskv	СГ-69-59	28	О-в Врангеля, р. Гусиная
P. schamurinii Petrovskv	СГ-70-23	42	О-в Врангеля, бухта Сомнительная
	СГ-85-39	42	Там же
P. uschakovii Tolm. et Petrovskv	СВ-84-11	42	» »
Brassicaceae			
Braya aenea Bunge subsp. *pseudoaenea* Petrovskv	СГ-76-76Я	56	Вост. Чукотка, пос. Янракиннот
Barbarea orthoceras Leded.	СГ-75-223	16	Сев. Якутия, пос. Черский
Rorippa palustris (L.) Bess.	64-233	32	Зап. Чукотка, пос. Красноармейский
Cardamin digitata Richards.	82-144	28	Зап. Чукотка, р. Рыбная
C. hyperborea O. E. Schulz	72-109	28	Вост. Чукотка, р. Гильмимливеем
Parrya nudicaulis (L.) Regel s. str.	68-07К	28	Зап. Чукотка, р. Наглейнгывеем
Lesquerella arctica (Wormsk. ex Hornem.) S. Wats.	СГ-82-30	60	Вост. Чукотка, р. Чегитунь
	С-84-ХХ	60	Сев. Якутия, пос. Чекуровка
Thlaspi kamtschaticum Karav.	СГ-85-67	14	Южн. Чукотка, р. Ваамочка
Armoracea sisymbrioides. (DC.) Cajand.	СГ-86-10	32	Сев. Якутия, пос. Батагай
Saxifragaceae			
Saxifraga spinulosa Adams*	СГ-86-09	20	Сев. Якутия, пос. Усть-Куйга
Chrysosplenium alternifolium L. subsp. *arctomontanum* Petrovsky*	74-20V	66	Анюйское нагорье, гора Дуга
	80-61V	66	Анюйское нагорье, р. Рыбная
	80-65V	66	Там же
	80-84V	66	Анюйское нагорье, р. Тытлиутин
	80-85V	66	Анюйское нагорье, оз. Тытыль
	82-135	66	Цент. Чукотка, р. Бол. Пеледон
	75-257Ж	66	Вост. Якутия, Нерское плоскогорье
C. tetrandrum (Lund ex Malmgr.) Th. Fries	77-29Т	24	Вост. Чукотка, р. Гильмимливеем
Rosaceae			
Potentilla arenosa (Turcz.) Juz.	С-80-2122	42	Анюйский хребет, р. Быстрянка
	СГ-83-501	42	СВ Якутия, р. Индигирка, пос. Воронцово

Название вида	Номер образца	2n	Район сбора образца
	СГ-83-502	42	СВ Якутия, р. Индигирка, пос. Оленегорск
P. crebridens Juz. subsp. *hemicrvophila* Jurtz.	СГ-77-25	28	Анюйское нагорье, р. Кытеп-Гуйтеньрывеем
P. hyparctica Malte subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky	СГ-83-16	28	Зап. Чукотка, р. Сох
P. lenensis Soják*	СГ-84-34	28	Сев. Якутия, пос. Чекуровка
	СГ-84-33	42	Там же
	СГ-84-32	42	» »
P. × *petrovskyi* Sojak	СГ-83-20	56	Зап. Чукотка, р. Сох
P. subvahliana Jurtz.	77-49	28	Вост. Чукотка, оз. Иони
P. uniflova Ledeb.	67-166K	28	Вост. Чукотка, хр. Искатень-перевал
	74-46C	28	Южн. Чукотка, пос. Беринговский
Sanguisorba officinalis L.	СГ-75-1571	28	Сев. Якутия, пос. Черский
Rosa acicularis Lindl.	77-121	56	Южн. Чукотка, хр. Рарыткин, р. Лесная
Fabaceae			
Astragalus alpinus L. s. str.	СГ-59-503	16	Сев. Якутия, р. Улахан-Саккырыр
A. frigidus (L.) A. Gray subsp. *parviflorus* (Turcz.) Hult.	С-74-1415	16	Вост. Чукотка, мыс Краузе
	С-74-1416	16	Там же
A. inopinatus Boriss. subsp. *oreogenus* Jurtz.	С-86-04	16	Сев. Якутия, пос. Усть-Куйга
A. norvegicus Grauer	СГ-86-03	16	Там же
A. pseudoadsurgens Jurtz. *	67-30L	32	Вост. Чукотка, р. Амгуэма, 174-й км трассы
	69-13K	32	Там же
	75-289Ж	32	СВ Якутия, пос. Усть-Нера
	75-86Ж	32	СВ Якутия, хр. Улахан-Чистай
	76-33K	32	СВ Якутия, р. Иньяли-устье
	76-65K	32	СВ Якутия, пос. Тюбелях
A. schelichowii Turcz.	СГ-70-37	16	СВ Якутия, пос. Усть-Нера
A. tolmaczevii Jurtz.*	СГ-71-1122	32	О-в Врангеля, р. Сомнительная
	СГ-72-01	32	Вост. Чукотка, пос. Янракиннот
	СГ-74-1409	32	Вост. Чукотка, мыс Краузе
	СГ-76-4Я	32	Вост. Чукотка, пос. Янракиннот
	СГ-76-5Я	32	Там же
	СГ-76-6Я	32	» »
	СГ-76-7Я	32	» »
A. tugarinovii Basil.*	СГ-67-573	32	Вост. Чукотка, р. Амгуэма, 174-й км трассы
	СГ-67-656	32	Вост. Чукотка, хр. Искатень-перевал
	СГ-72-5051	32	Зап. Чукотка, пос. Билибино
	СГ-74-5052	32	Анюйское нагорье, гора Дуга
	СГ-72-1269	32	Вост. Чукотка, пос. Янракиннот
	СГ-76-1723	32	Там же
	СГ-76-1782	32	» »
	СГ-76-1783	32	» »
	СГ-76-1791	32	» »
Oxytropis czukotica Jurtz.*	65-261	32	О-в Врангеля, бухта Роджерс
	СГ-71-1210	32	Там же
	65-296	32	Чукотское нагорье, р. Куэквунь

Название вида	Номер образца	2n	Район сбора образца
	С-67-651	32	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
	С-67-664	32	Вост. Чукотка, р. Амгуэма. 174-й км трассы
	С-68-696	32	Анадырское нагорье, р. Комариная
	С-68-709	32	Зап. Чукотка, гора Певек
	72-41	32	Вост. Чукотка, пос. Лаврентия
O. deflexa (Pall.) DC. s. str.	С-80-00	16	Сев. Якутия, пос. Усть-Куйга
O. gorodkovii Jurtz.*	65-76	16	О-в Врангеля, бухта Сомнительная
	СГ-71-1209	16	Там же
	СГ-71-1211	16	Вост. Чукотка, пос. Уэлен
	СГ-71-1215	16	Вост. Чукотка, пос. Инчоун
	69-90К	16	Вост. Чукотка, пос. Чаплино
O. leucantha (Pall.) Bunge subsp. *tschukotcensis* Jurtz.*	СГ-60-1632	64	СВ Якутия, пос. Усть-Нера
	СГ-74-1606	64	Там же
	СГ-75-1599	64	» »
	СГ-75-1593	64	» »
	75-178Ж	64	» »
O. leucantha (Pall.) Bunge subsp. *subarctica* Jurtz.*	СГ-74-1594	96	СВ Якутия, р. Верхний Тугучан
	СГ-74-1601	96	Там же
	СГ-74-1607	96	» »
	СГ-74-1608	96	» »
	СГ-74-1609	96	СВ Якутия, оз. Буюнга
	СГ-86-02	96	Сев. Якутия, пос. Усть-Куйга
O. middendorffii Trautv. subsp. *anadyrensis* (Vass.) Jurtz.	СГ-64-363	48	Анюйское нагорье, гора Эльвеней
	СГ-64-367	48	Там же
O. middendorffii Trautv. subsp. *coerulescens* Jurtz. et Petrovsky*	СГ-73-02	48	Анюйское нагорье, оз. Верхний Илирней
	СГ-73-03	48	Там же
	СГ-73-04	48	» »
	СГ-73-05	48	» »
	СГ-77-21	48	Анюйское нагорье, р. Лельвергыргын
	С-80-2124	48	Анюйское нагорье, р. Правый Илирнейвеем
O. middendorffii Trautv. subsp. *submiddendorffii* Jurtz.	С-70-1000	48	О-в Врангеля, р. Мамонтовая
	СГ-67-655	48	Вост. Чукотка, хр. Искатень-перевал
	СГ-67-563	48	Там же
O. ochotensis Bunge	СГ-60-1633	64	Колымское нагорье, р. Баячан
O. sverdrupii Lynge	СГ-68-724	48	Чаунская губа, о-в Айон
O. uniflora Jurtz.	СГ-87-2424	16	О-в Врангеля, р. Неизвестная
	СГ-87-2425	16	Там же
O. uschakovii Jurtz.	65-169	32	О-в Врангеля, бухта Сомнительная
	65-277	32	Там же
	С-70-1002	32	О-в Врангеля, р. Хищников
O. vassilczenkoi Jurtz. s. str.	64-250	32	Анюйское нагорье, пос. Бараниха
	65-250	32	Там же
O. vassilczenkoi Jurtz. subps. *substepposa* Jurtz.	СГ-64-529	32	Зап. Чукотка, г. Певек
	СГ-64-364	48	Зап. Чукотка, пос. Апапельхино
	СГ-64-365	48	Там же
	СГ-64-366	48	» »
O. vasskovskyi Jurtz.	С-76-1873	32	СВ Якутия, р. Ыстан-Юрях
	СГ-73-07	32	Анюйское нагорье, оз. Верхний Илирней

Название вида	Номер образца	2n	Район сбора образца
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. subsp. *arcticum* (B. Fedtsch.) P. W. Ball	75-35Ж	28	СВ Якутия, хр. Улахан-Чистай
	75-109Ж	28	Там же
H. hedysaroides (L.) Schinz et Thell. subsp. *tschuktschorum* Jurtz.*	74-02Т	14	Анюйское нагорье, ручей Ягодный
	77-109V	14	Анюйское нагорье, р. Кикуквеем
	67-52П	28	Вост. Чукотка, пос. Геологический
	74-06	28	Вост. Чукотка, мыс Краузе
	СГ-74-1408	28	Там же
	78-09К	28	Южн. Чукотка, р. Ильмынейвеем
Lathyrus palustris L. subsp. *pilosus* (Cham.) Hult.	73-74Т	14	Сев. Якутия, пос. Походск
Primulaceae			
Primula tschuktschorum Kjellm.	77-06Т	22	Вост. Чукотка, гора Иони
Androsace lactiflora Pall.	СГ-67-1969	20	Таймыр, оз. Себяки
A. ochotensis Willd. ex Roem. et Schult.	СГ-7-19	40	Анюйское нагорье, р. Лельвергыргын
A. septentrionalis L.	С-64-306	20	Таймыр, пос. Усть-Тарея
Plumbaginaceae/Limoniaceae			
Armeria maritima (Mill.) Willd. s. l.	С-67-615	18	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
	С-80-2134	18	Анюйское нагорье, оз. Верхний Илирней
Gentianaceae			
Lomatogonium rotatum (L.) Fries. ex Fern.	СГ-86-15	16	Сев. Якутия, пос. Батагай
L. carinthiacum (Wulfen) Reichenb.	77-ХХ	32	Южн. Чукотка, р. Сев. Пекульней
Menyanthaceae			
Menyanthes trifoliata L.	73-25Т	54	Сев. Якутия, пос. Походск
	73-120Т	54	Там же
	74-48М	54	СВ Якутия, хр. Улахан-Тас
Polemoniaceae			
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.	74-326Т	18	Зап. Чукотка, полярная ст. Раучуа
	С-77-1852	18	Анюйское нагорье, р. Лельвергыргын
	С-80-2125	18	Анюйское нагорье, оз. Верхн. Илирней
P. boreale Adams	74-264Т	18	Зап. Чукотка, полярная ст. Раучуа
	С-77-1850	18	Анюйское нагорье, р. Лельвергыргын
	СГ-77-1883	18	Анюйское нагорье, р. Янранайвеем
Boraginaceae			
Eritrichium aretioides (Cham.) DC.	72-07	48	Вост. Чукотка, пос. Лаврентия
	72-59	48	Там же
	72-280	48	Вост. Чукотка, р. Путукунейвеем
E. sericeum (Lehm.) DC. s. str.	75-154	36	СВ Якутия, пос. Усть-Нера
	75-306	36	Там же
E. sericeum (Lehm.) DC. subsp. *arctisibiricum* Pertovsky*	70-02	28	О-в Врангеля, бухта Роджерс
	79-121	28	Там же

Название вида	Номер образца	2n	Район сбора образца
	79-151	28	» »
	70-48	28	О-в Врангеля, р. Гусиная
	71-6-6441	28	О-в Врангеля, бухта Сомнительная
	71-6442	28	Там же
	71-6443	28	» »
	СГ-86-812	28 + 1B	О-в Врангеля, р. Неизвестная
	С-87-2421	28 + 1B	Там же
	С-87-2422	28 + 1B	» »
	С-87-2423	28 + 1B	» »
E. tschuktschorum Jurtz. et Petrovsky	71-50P1	20	Вост. Чукотка, пос. Эгвекинот
	77-250Ж	20	Южн. Чукотка, р. Сев. Пекульней
	77-346Ж	20	Там же
E. villosum (Ledeb.) Bunge s. str.	70-32T	24	Вост. Чукотка, р. Амгуэма, 115-й км трассы
	72-108	24	Вост. Чукотка, р. Гильмимливеем
	720202	24	Вост. Чукотка, р. Путукунейвеем
Lamiaceae			
Dracocephalum stellerianum	75-118Ж	24	СВ Якутия, хр. Хаяргастах, р. Тихон-Юрях
Scrophulariaceae			
Castilleja pallida (L.) Spreng.	75-323Ж	48	СВ Якутия, ручей Антагачан
	77-376Ж	48	Южн. Чукотка, Усть-Бельские горы
Pedicularis albolabiata (Hult.) Ju. Kozhevn.	67-83K	16	Анюйское нагорье. р. Ергувеем
	65-337	16	Чукотское нагорье, р. Куэквунь
P. interioroides (Hult.) A. Khokhr.	75-135Ж	16	СВ Якутия, пос. Усть-Нера
Plantaginaceae			
Plantago depressa Willd.	75-255Ж	12	Там же
Valerianaceae			
Valeriana capitata Pall. ex Link*	74-86T	56	Анюйское нагорье, ручей Ягодный
	74-108T	56	Там же
	74-268T	56	Зап. Чукотка, полярная ст. Раучуа
	74-319T	60	Там же
Asteraceae			
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	С-75-1541	28	СВ. Якутия, пос. Черский
Artemisia flava Jurtz.	80-74V	18	Анюйский хребет, р. Быстрянка
	С-80-2120	18	Там же
A. furcata Bieb.	С-69-813	36	О-в Врангеля, р. Тундровая
A. laciniata Willd.	76-63K	54	СВ Якутия, пос. Тебюлях
A. leucophylla (Turcz. ex Bess.) Pamp.	74-227T	16	Зап. Чукотка, пос. Билибино
	75-179Ж	16	СВ Якутия, пос. Усть-Нера
	76-64K	16	СВ Якутия, пос. Тебюлях
A. senjavinensis Bess.	69-75K	54	Вост. Чукотка, мыс Чаплин
A. tilesii Ledeb.	67-62K	18	Зап. Чукотка, пос. Бараниха
	69-41T	18	Вост. Чукотка, о-в Колючин
	71-120T	18	Вост. Чукотка, хр. Искатель-перевал
Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin	СГ-65-230	56	Южн. Чукотка, пос. Усть-Белая
Tephroseris palustris (L.) Reicheub. [=*Senecio congestus* (R. Br.) DC.]	74-288T	48	Зап. Чукотка, пос. Раучуа

Название вида	Номер образца	2n	Район сбора образца
T. integrifolia (L.) Holub [=*Senecio integritolius* (L.) Clairv.]	77-42Т	48	Вост. Чукотка, оз. Иони
T. kjellmanii (A. Pors.) Holub [=*S. kjellmanii* A. Pors.]	82-137	48	Анадырское нагорье, р. Бол. Пеледон
T. subfrigida (Kom.) Holub [=*S. subfrigidus* Kom.]	77-116	48	Южн. Чукотка, хр. Рарыткин, р. Лесная
Taraxacum jacuticum Tzvel.	С-86-2409	32	Сев. Якутия, пос. Батагай
T. kuvaevii Tzvel.*	75-132	16	СВ Якутия, пос. Индигирский
T. lateritium Dahlst. s. str.	СГ-67-01Т	24	Вост. Чукотка, пос. Геологический
	СГ-67-131	24	Таймыр, оз. Энгельгардта
var. *callorhinorum* (Hagl.) Tzvel.	СГ-79-2031	24	О-в Врангеля, бухта Сомнительная
T. macilentum Dahlst.	80-79V	24	Анюйское нагорье, р. Тытлиутин
T. phymatocarpum J. Vahl	СГ-85-06Т	24	О-в Врангеля бухта Сомнительная
	СГ-85-07Т	24	Там же
T. pseudoalaskanum Jurtz. (*T. alaskanum* auct.)	С-68-717	24	Зап. Чукотка, г. Певек
	77-168Ж	24	Южн. Чукотка, хр. Пекульней, р. Бычья
T. sibiricum Dahlst.	70-235	24	О-в Врангеля, р. Мамонтовая
T. soczavae Tzvel.	СГ-87-2441	24	Анюйское нагорье, р. Кенке
T. stepanovae Worosch.	СГ-86-08	24	Сев. Якутия, пос. Усть-Куйга
T. zhukovae Tzvel.*	67-48	24	Вост. Чукотка, пос. Геологический
	67-04Т	32	Там же
	67-89	32	Вост. Чукотка, пос. Эгвекинот
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	СГ-81-51	16	Южн. Чукотка, пос. Утесики

Аналогично уточнено число хромосом у образца *Carex trautvetteriana* Kom. (№ 78-75) из западночукотской популяции — 2n = 58. Таким образом, все растения этой популяции имеют одинаковый набор хромосом (ср. Жукова, Петровский, 1980).

Еще одно уточнение получено для образца *Carex norvegica* Retz. № 78-66. Это растение ранее определялось как *Carex media* R. Br. (Жукова, Петровский, 1980), но впоследствии Т. В. Егорова идентифицировала его как *C. norvegica*. Повторный подсчет выявил число 2n = 56.

Точно так же повторный просмотр препаратов *Chrysosplenium alternifolium* L. subsp. *arctomontanum* Petrovsky выявил, что подсчитанное ранее для образца № 74-20 V число 2n = 72 (Жукова, Петровский, 1976) не относится к данному таксону. В реальности у этого образца оказалось 2n = 66 и соответственно у арктомонтанной расы *C. alternifolium* на Чукотке и на востоке Якутии определено только одно число — 2n = 66. В связи с таксономической новацией образец С-75-1565, определявшийся ранее как *Rumex sibiricus* Hult. (Жукова, Петровский, 1977), ныне публикуется под современным наименованием *R. hultenii* Tzvel.

Публикуется новое число хромосом у чукотской популяции *Claytonia sarmentosa* C. A. Mey. (2n = 40). Это наибольшее из ныне известных для данного таксона чисел. Ранее в двух локальных популяциях на Чукотском п-ове у *C. sarmentosa* было отмечено 2n = 10 (Жукова, Тихонова, 1971; Жукова, 1982), а для растений этого вида на Аляске приводится целая серия чисел: 2n = 14, 16, 28, 32 (Хромосомные.., 1969). Впервые определено число хромосом у эндемичного североякутского вида *Minuartia jacutica* Karav. — 2n = 24.

У североякутского эндемичного вида *Potentilla lenensis* Soják обнаружены две кариологические расы — с 2n = 28 и 2n = 42. Значительное варьирование макроморфологических признаков у растений сравнительно немногочисленной популяции дает основание предполагать гибридное происхождение этого таксона. Новое число хромосом выявлено у *Saxifraga spinulosa* Adams (2n = 20). Это самое малое из чисел, известных у таксонов, принадлежащих к агрегатам *Saxifraga spinulosa* aggr. и *Saxifraga bronchialis* aggr. (в состав последнего *S. spinulosa* иногда включается в качестве подвида *S. bronchialis* subsp. *spinulosa*).

Целая серия определений у *Stellaria peduncularis* Bunge иллюстрирует стабильность числа хромосом у популяций этого вида на севере Якутии. Аналогично серии повторных определений у *Papaver detritophilum* Petrovsky, *P. hypsipetes* Petrovsky, *P. lapponicum* (Tolm.) Nordh. subsp. *orientale* Tolm., *P. microcarpum* Greene, *P. pulvinatum* Tolm. демонстрируют константность хромосомных чисел у названных таксонов.

Точно так же высокая стабильность чисел хромосом выявлена на обширном материале из разных географических пунктов у *Astragalus pseudoadsurgens* Jurtz., *A. tolmaczevii* Jurtz., *A. tugarinovii* Basil., *Oxytropis czukotica* Jurtz., *O. gorodkovii* Jurtz., *O. leucantha* (Pall.) Bunge subsp. *tschukotcensis* Jurtz., *O. leucantha* subsp. *subarctica* Jurtz., *O. middendorffii* Trautv. subsp. *coerulescens* Jurtz. et Petrovsky, *Eritrichium sericeum* (Lehm.) DC. subsp. *arctisibiricum* Petrovsky.

В то же время отмечена кариологическая дифференциация у *Hedysarum hedysaroides* (L.) Schinz et Thell. subsp. *tschuktschorum* Jurtz. на Чукотке. В западном районе распространена 14-хромосомная диплоидная раса, тогда как в восточном и южном районах обнаружены только тетраплоидные растения с 2n = 28. Как и ранее (Жукова, Петровский, 1976), в отдельных популяциях *Valeriana capitata* Pall. ex Link на Чукотке отмечаются растения с разным числом хромосом (2n = 56 и 2n = 60).

Снова обнаружена кариологическая дифференциация у чукотского вида *Taraxacum zhukovae* Tzvel. на востоке Чукотского нагорья, где в пределах одной локальной популяции встречены растения с 2n = 24 и с 2n = 32. Очень малый (возможно, диплоидный) набор хромосом (2n = 16) выявлен у растений *Taraxacum kuvaevii* Tzvel. на северо-востоке Якутии. Прежде у этого вида отмечалось 2n = 24 (Цвелёв, Жукова, 1986). Здесь мы вновь отмечаем случай внутривидовой кариологической дифференциации.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 09-04-00952 и 09-04-01469).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жукова П. Г. Числа хромосом некоторых видов растений северо-востока Азии // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 3. С. 360—365.

Жукова П. Г., Петровский В. В. Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, 2 // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 7. С. 963—969.

Жукова П. Г., Петровский В. В. Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, 3 // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 8. С. 1215—1223.

Жукова П. Г., Петровский В. В. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Анюйского нагорья // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 5. С. 651—659.

Жукова П. Г., Тихонова А. Д. Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки, 1 // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 6. С. 868—874.

Петровский В. В., Жукова П. Г. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений острова Врангеля // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 3. С. 380—387.

Цвелёв Н. Н., Жукова П. Г. Кариосистематическое исследование *Taraxacum* (*Asteraceae*) северо-восточной Азии // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1621—1628.

Хромосомные числа цветковых растений. Л., 1969. Ред. Ан. А. Федоров. 928 с.

Love A., Love D. Cytotaxonomical atlas of Arctic flora. Vaduz, 1975.

SUMMARY

Chromosome counts for 172 vascular plant species from the arctic and subarctic Eurasia are presented. 2n = 24 for *Minuartia jacutica* Karav. and 2n = 28, 42 for *Potentilla lenensis* Soják are the first counts for these taxa. New caryological races of *Claytonia sarmentosa* C. A. Mey. (2n = 40), *Saxifraga spinulosa* Adams (2n = 20), and *Traxacum kuvaevii* Tzvel. (2n = 16) are found as a result of studies of their local populations.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 582

Н. С. Мамушина, К. Е. Чеботарева

К 70-ЛЕТИЮ ЮРИЯ ВЛАДИМИРОВИЧА ГАМАЛЕЯ

N. S. MAMUSHINA, K. E. CHEBOTAREVA. ON THE OCCASION OF THE 70-th BIRTHDAY OF YURI VLADIMIROVICH GAMALEI

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 17.06.2009



Юрий Владимирович Гамалей — член-корреспондент РАН, профессор, заведующий Лабораторией экологической физиологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, член Европейского и Российского Обществ физиологов растений, Русского ботанического общества. Основное направление научной деятельности Ю. В. Гамалея — разработка проблем структурной ботаники, экологии и эволюции высших растений.

В Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН Ю. В. Гамалей работает с 1967 г., когда он был зачислен в штат Лаборатории анатомии и морфологии растений после окончания аспирантуры и защиты кандидатской диссертации, посвященной исследованию дифференциации сосудов ксилемы и выполненной под руководством А. А. Яценко-Хмелевского. Результаты этой работы были опубликованы в монографии «Цитоплазматические основы дифференциации ксилемы» (1972). Основное научное направление лаборатории в этот и последующий периоды включает в себя разработку основ структурной ботаники на новом методическом (сочетание световой и электронной микроскопии) и методологическом уровне. Лаборатория морфологии и анатомии БИН в эти годы становится методическим и научным центром страны по исследованию ультраструктуры растительной клетки в самых различных аспектах — функциональном, экологическом и систематическом, и Ю. В. является одним из

основоположников этого направления. В результате этой плодотворной деятельности издано 2 атласа — «Атлас ультраструктуры растительных клеток» (1972) и «Атлас ультраструктуры растительных тканей» (1980), удостоенные премии им. К. А. Тимирязева АН СССР. Ю. В. — автор разделов, посвященных строению клеточной оболочки, плазмалеммы, плазмодесм, а также мезофилла, ксилемы и флоэмы.

В 1978 г. Ю. В. успешно защищает докторскую диссертацию, посвященную закономерностям строения и развития тканей листа, которая становится основой монографии «Развитие хлоренхимы листа» (1978). В этой работе впервые демонстрируется структурно-функциональный подход к решению вопросов, связанных с динамикой развития листа древесных и травянистых растений, включающий в себя изучение не только мезофилла, но и флоэмы, участвующей в транспорте ассимилятов на уровне целого растения.

В середине 1980-х годов Ю. В. становится инициатором сравнительных исследований терминальной флоэмы двудольных, которые приводят к созданию типологии терминальных пучков у двудольных растений, принадлежащих к различным подклассам и семействам.

Ю. В., помимо лабораторной работы, активно и с большим энтузиазмом натуралиста участвует в полевых исследованиях в Монголии (в составе Российско-Монгольской Комплексной биологической экспедиции), в пустыне Кара-Кумы, в горах Армении, в тундре Кольского п-ова, где собирает громадный материал для сравнительного анализа организации мезофилла листа растений с разным типом метаболизма и строения транспортной системы.

В 1987 г. Ученый Совет БИН РАН избрал Ю. В. на должность заведующего Лабораторией экологии фотосинтеза, которую до него возглавлял О. В. Заленский, а затем О. А. Семихатова. Так, традиционное научное направление лаборатории по исследованию особенностей фотосинтеза и дыхания растений различных ботанико-географических зон приобретает принципиально новую линию исследований — структурно-функциональное изучение транспортной системы растений разных экологических групп и систематического положения.

В 1987 г. в г. Сплит (Югославия) проходила традиционная научная конференция Европейских Обществ физиологов растений, куда впервые приглашена большая делегация отечественных физиологов растений для включения Всесоюзного Общества физиологов растений в Федерацию Европейских обществ. Ю. В. представляет на секцию «Транспорт ассимилятов» доклад, посвященный изучению строения терминалей сосудистых пучков на примере 800 видов двудольных растений, где описаны семейства, имеющие транспорт сахаров по апопластному типу, по симпластному типу, и семейства с промежуточным типом строения флоэмы. Этот стенд становится самым популярным на конференции, и организаторы просят Ю. В. сделать на заключительном заседании специальный доклад на эту тему. Участники научного сообщества, изучающие транспорт веществ, были поражены объемом и широтой охвата видов, высоким уровнем анализа полученных данных, который приводил, по сути, к принципиально новой концепции организации структуры и функции транспортной системы двудольных растений. Физиологи растений, исследующие транспорт ассимилятов, в качестве объектов исследований использовали в то время, как правило, ограниченное число культурных растений. Так, например, для гороха был описан апопластный тип транспорта, а для тыквы — симпластный, и шла дискуссия о транспортных формах сахаров, об энергетических преимуществах того или иного типа транспорта. Таким образом, доклад Юрия Владимировича демонстрировал абсолютно новый подход к изучению механизмов

транспорта веществ у растений. Все участники публичной дискуссии по поводу представленного доклада подчеркивали, что подобное исследование могло быть проведено только в Ботаническом институте, где господствует особый «ботанический» взгляд на растительный мир, и предсказывали дальнейшее развитие идей Ю. В. в самых различных направлениях.

После конференции в Югославии работы Ю. В. получают международное признание, он читает лекции и проводит экспериментальную работу в Университетах Утрехта (Нидерланды), Геттингена (Германия), Корнельском Университете (США), выступает с пленарными докладами на международных конференциях, посвященных проблемам транспорта веществ в растениях.

В 1992 г. по приглашению Тимирязевского комитета, возглавляемого академиком А. Л. Курсановым, Ю. В. Гамалей представляет лекцию на 53-м Тимирязевском чтении на тему «Эндоплазматическая сеть растений. Происхождение, структура и функции», опубликованную впоследствии в 1994 г. В лекции научному сообществу впервые предложена гипотеза симбиотического происхождения эндоплазматической сети, обсуждаются данные о сопряженном с фотосинтетической функцией развитии сети в онтогенезе, динамике ее функционального состояния под влиянием внешних и внутренних факторов, связи развития и редукции сети с периодами активности и покоя растений, с экспрессией генов ядерного генома и геномов органелл.

В 1994 г. Ю. В. Гамалея избирают членом-корреспондентом РАН, что отражает признание его высоких научных заслуг в области изучения структурно-функциональных аспектов транспорта веществ и его взаимосвязи с другими функциями, лежащими в основе механизма продукционного процесса растений.

Таким образом, транспортная система растений на протяжении почти 40 лет — область особых интересов Ю. В. Гамалея. В настоящее время для 2500 видов двудольных создана база данных структурно-функциональных характеристик и типология терминальных пучков листа. База сопровождается электронным атласом ультраструктуры терминальных пучков. Продолжаются исследования структуры и функции плазмодесм, разрабатывается теория межклеточного транспорта фотосинтатов по подвижной эндоплазматической сети, контролируемой цитоскелетом. В 2004 г. Ю. В. Гамалей публикует монографию «Транспортная система сосудистых растений», которая становится значительным событием в исследованиях структуры и функций транспортной системы. Изложенная в ней концепция клеточно-сетевой организации высших растений получает широкое признание мировой научной общественности. В монографии проанализированы общие принципы и структурно-функциональное разнообразие организации транспортной системы высших растений, зависимость между жизненными формами и типами ее структуры, эволюционные и экологические ряды структурных типов, онтогенетические и филогенетические связи с условиями среды. Описана лимитирующая роль факторов среды в эколого-географическом распространении биоморф и структурных типов растений. Показана возможность экологической классификации сосудистых растений по признакам их транспортной системы, проверенная типологическим анализом состава 77 региональных и локальных флор Евразии.

В настоящее время член-корреспондент РАН Ю. В. Гамалей работает над проблемами структурно-функциональной эволюции цветковых растений, эволюционными предпосылками их современного экологического разнообразия, взаимосвязями эволюции климата, растений и растительности.

Все сотрудники лаборатории в связи со знаменательной датой хотят поздравить Юрия Владимировича с юбилеем, поблагодарить за создаваемую им теп-

лую, сердечную и творческую атмосферу, пожелать многие годы плодотворной научной жизни и продолжения полета высокой мысли при исследовании таинств растительного мира.

СПИСОК НАУЧНЫХ ТРУДОВ Ю. В. ГАМАЛЕЯ

1966. Некоторые данные по ультраструктуре меристематических и дифференцирующихся клеток корня проростка *Picea abies* (L.) Karst. // Матер. научн.-техн. конф. Л.: Изд-во ЛТА. № 6. С. 121—124.

1967. Эндоплазматическая сеть и развитие вторичного утолщения в дифференцирующихся трахеидах протоксилемы ели // Сообщения по анатомии и физиологии древесных растений. Л.: Изд-во ЛТА. С. 50—54.

Некоторые данные о дифференциации протоксилемных элементов ели // Матер. II Всесоюз. конф. по прим. ЭМ в бот. иссл. Киев: Наукова Думка. С. 26—29.

Дифференциация трахеальных элементов протоксилемы *Picea abies* (L.) Karst. ЭМ наблюдения. Автореферат канд. диссерт. Л.: БИН АН СССР. 17 с.

1968. Вакуолизация в дифференцирующихся протоксилемных элементах корня *Picea abies* (L.) Karst. // Бот. журн. Т. 53. № 8. С. 1147—1158.

1970. Диктиосомы и формирование оболочки растительной клетки // Бот. журн. Т. 55. № 11. С. 1570—1574.

1971. Роль отдельных цитоплазматических органелл в биосинтезе оболочки растительной клетки // Матер. VIII Всесоюз. конф. по ЭМ. М.: МГУ. С. 21—24.

Автолиз в дифференцирующихся трахеидах // Цитология. Т. 13. № 3. С. 278—285.

1972. Цитоплазматические основы дифференциации ксилемы. Л.: Наука. 145 с.

Клеточная оболочка // Атлас ультраструктуры растительных клеток. Петрозаводск: «Карелия». С. 140—167.

Плазмалемма, ломасомы, плазмодесмы // Атлас ультраструктуры растительных клеток. Там же. С. 168—177.

1973. О дифференциации водопроводящих элементов растений // Онтогенез. Т. 4. № 2. С. 181—190.

Ф-белок в ситовидных клетках хвойных // Бот. журн. Т. 58. № 7. С. 981—987.

Аппарат Гольджи — источник микрофибрилл и матрикса оболочки растительной клетки // Докл. АН СССР. Т. 207. № 1. С. 213—214.

К вопросу о назначении плазмодесм // Цитология. Т. 15. № 11. С. 1427—1429.

1974. Симпластические связи в мелких жилках листа *Fraxinus* (к вопросу о транспорте сахаров в листе) // Бот. журн. Т. 59. № 7. С. 980—988.

Структура и функции передаточных клеток мелких жилок листа // Тез. докл. III Всес. конф. по прим. ЭМ в бот. исслед. Кишинев. С. 49—51.

Сезонные и возрастные изменения ультраструктуры клеток мезофилла у представителей сем. *Oleaceae* // Тез. докл. III Всес. конф. по прим. ЭМ в бот. исслед. Кишинев. С. 66—69. (Совместно с Г. В. Куликовым).

1975. Белковые кристаллы в клетках растений // Цитология. Т. 17. № 4. С. 371—390. (Совместно с А. Е. Васильевым).

Продолжительность жизни хлоропластов в клетках мезофилла листопадных и вечнозеленых растений // Там же. № 11. С. 1431—1439.

The types of structure of the leaf transfer cells // Abst. XII Intern. Bot. Congr. Leningrad. Vol. 2. P. 356.

1976. Структура хлоропластов у представителей сем. *Oleaceae* // Бот. журн. Т. 61. № 1. С. 3—15.

Применение цитоморфометрии для оценки возрастных изменений клеток // Методы анализа ЭМ изображений. Петрозаводск. С. 108—110.

1977. Возрастные изменения клеток мезофилла листопадных и вечнозеленых растений // Цитология. Т. 19. № 1. С. 15—20.

Возрастная кинетика клеточной популяции листа // Бот. журн. Т. 62. № 3. С. 313—318.

EM investigation of age kinetics of the leaf cell population // Proc. XV Czechoslovak EM Conf. Prague. Vol. 1. P. 90—91.

1978. Закономерности развития тканей листа: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: БИН РАН. 43 с.

Развитие хлоренхимы листа. Л.: Наука. 192 с. (Совместно с Г. В. Куликовым).

Топография мембранных систем в передаточных клетках листа // Механизмы транспорта веществ в растении и их регуляция. Горький: Изд-во ГГУ. С. 44—46.

Новые данные о структуре флоэмы в листе // IV Всес. конф. по прим. ЭМ в бот. исслед. Рига. С. 37—40.

Опыт объемной реконструкции растительных клеток по серийным срезам // Там же. С. 95—97. (Совместно с М. В. Пахомовой).

1979. Структурные основы ионного транспорта в мелких жилках листа // Ионный транспорт в растении. Киев: Наукова Думка. С. 54—57.

Структура мембранных контактов в клетках растений // Тез. докл. XI Всес. конф. по электронной микроскопии. С. 28—29. (Совместно с М. Ф. Даниловой).

1980. Мезофилл // Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск: Изд-во «Карелия». С. 97—127.

Ксилема // Атлас ультраструктуры растительных тканей. Там же. С. 141—187. (Совместно с А. Е. Васильевым и М. Ф. Даниловой).

Флоэма // Атлас ультраструктуры растительных тканей. Там же. С. 187—221.

1981. Структура клеток-спутников флоэмы листа. Результаты объемной реконструкции клеток по серийным срезам // Цитология. Т. 23. № 5. С. 499—509. (Совместно с М. В. Пахомовой).

Распределение плазмодесм и паренхимный транспорт ассимилятов в листе двудольных // Физиол. раст. Т. 28. № 5. С. 901—911.

Структура и развитие флоэмы. I. Ситовидные элементы // Бот. журн. Т. 66. № 8. С. 1081—1098.

Структура и развитие флоэмы. II. Паренхимные элементы // Там же. № 9. С. 1235—1247.

Эволюция флоэмы // V Всес. конф. по филогении растений. М.: Изд-во МГУ. С. 14—15.

1982. Структура митохондрий в листе высших растений // XII Всес. конф. по электронной микроскопии. М.: МГУ. С. 309—310.

1983. О дифференциации пластид и митохондрий в листе высших растений // Цитология. Т. 25. № 4. С. 395—405.

Анатомическая характеристика ксерофитов Гоби // Комплексная характеристика пустынных экосистем Заалтайской Гоби. Пущино. С. 40—45.

Мелкие жилки листа двудольных. I. Структура и основы типологии // Бот. журн. Т. 68. № 3. С. 287—301. (Совместно с М. В. Пахомовой).

Мелкие жилки листа двудольных. II. Таксономическое распределение основных типов // Там же. № 4. С. 428—440. (Совместно с М. В. Пахомовой).

1984. Мелкие жилки листа двудольных. III. Структура, функции, эволюция // Бот. журн. Т. 69. № 9. С. 1159—1166. (Совместно с М. В. Пахомовой).

Структура мелких жилок листа и транспортные формы сахаров // Докл. АН СССР. Т. 277. № 6. С. 1513—1516.

Анатомия листа у растений пустыни Гоби // Бот. журн. Т. 69. № 5. С. 569—584.

1985. Плазмодесмы — межклеточные связи растений // Физиол. раст. Т. 32. № 1. С. 176—190.

Особенности загрузки флоэмы у деревьев и трав // Там же. № 5. С. 866—875.

Вариации кранц-анатомии у растений пустынь Гоби и Кара-Кумы // Бот. журн. Т. 70. № 10. С. 1302—1314.

Структура пластидного аппарата в суккулентных листьях с разной анатомической организацией // Там же. № 5. С. 580—587. (Совместно с Т. Р. Милашвили).

Особенности пластидного аппарата подводных и надводных листьев двух видов водного лютика // Цитология. Т. 27. № 5. С. 511—518. (Совместно с Т. Р. Милашвили).

1986. Структурно-биохимические типы C^4-растений // Физиол. раст. Т. 33. № 4. С. 802—819. (Совместно с Е. В. Вознесенской).

Ультраструктурная характеристика листьев с кранц-анатомией // Бот. журн. Т. 71. № 10. С. 1291—1307. (Совместно с Е. В. Вознесенской).

Системы распределения пластид в листьях двудольных // Там же. № 12. С. 1579—1593. (Совместно с Т. Р. Милашвили).

1987. Two different types of minor veins structure in dicots // Abstr. of I FESPP Congress. Split. P. 34.

Сравнительно-анатомический подход к анализу жизненных форм и направлений их эволюции // Матер. V Всесоюзн. школы по теорет. морфологии растений. Львов: Изд-во ЛГУ. С. 3—7. (Совместно с М. В. Пахомовой).

Структурно-функциональные характеристики суккулентов сем. *Chenopodiaceae* // Бот. журн. Т. 72. № 9. С. 1175—1186. (Совместно с Т. А. Глаголевой и М. Г. Зайналовой).

1988. А. А. Яценко-Хмелевский (1909—1987) // Бот. журн. Т. 73. № 1. С. 1034—1045. (Совместно с М. Ф. Даниловой, Е. А. Мирославовым, Е. С. Чавчавадзе и др.).

Эволюция структуры и функций мелких жилок листа // Там же. № 11. С. 1513—1522.

Таксономическое распределение типов мелких жилок листа // Там же. № 12. С. 1662—1672.

Структурные типы пустынных растений // Структура растений Заалтайской Гоби / Пустыни Заалтайской Гоби. Ред. Ю. В. Гамалей, П. Д. Гунин, Р. В. Камелин, Н. Н. Слемнев. Л.: Наука. С. 44—67. (Совместно с Ц. Шийрэвдамба).

Признаки ксероморфизма // Структура растений Заалтайской Гоби / Пустыни Заалтайской Гоби. Ред. Ю. В. Гамалей, П. Д. Гунин, Р. В. Камелин, Н. Н. Слемнев. Там же. С. 67—84.

Онтогенетические изменения ксероморфизма // Структура растений Заалтайской Гоби / Пустыни Заалтайской Гоби. Ред. Ю. В. Гамалей, П. Д. Гунин, Р. В. Камелин, Н. Н. Слемнев. Там же. С. 84—77. (Совместно с Ц. Шийрэвдамба).

Структура и фотосинтетический метаболизм // Структура растений Заалтайской Гоби / Пустыни Заалтайской Гоби. Ред. Ю. В. Гамалей, П. Д. Гунин, Р. В. Камелин, Н. Н. Слемнев. Там же. С. 87—98. (Совместно с А. Т. Мокроносовым).

Распределение структурно-метаболических типов растений по экотопам // Структура растений Заалтайской Гоби / Пустыни Заалтайской Гоби. Ред. Ю. В. Гамалей, П. Д. Гунин, Р. В. Камелин, Н. Н. Слемнев. Там же. С. 98—104.

Структурно-функциональная эволюция пустынных растений // Структура растений Заалтайской Гоби / Пустыни Заалтайской Гоби. Ред. Ю. В. Гамалей, П. Д. Гунин, Р. В. Камелин, Н. Н. Слемнев. Там же. С. 104—107.

1989. Structure and functions of leaf minor veins in trees and herbs. A taxonomic review // Trees. Vol. 3. P. 96—110.

1990. Флоэма листа. Л.: Наука. 144 с.

Структурные и функциональные характеристики галофитов Араратской долины // Физиология растений. Т. 37. № 6. С. 1080—1088. (Совместно с Т. А. Глаголевой, Е. В. Вознесенской, К. Г. Кольчевским и др.).

1991. Phloem loading and its development related to plant evolution from trees to herbs // Trees. Vol. 5. P. 50—64.

Multiprogrammed phloem loading // Recent advances in phloem transport and assimilate compartmentation. Eds J. L. Bonnemain, S. Delrot, W. Lucas, J. Dainty. Ouest Editions: Nant, France. P. 128—140. (With A. J. E. van Bel).

1992. Комплексы признаков для создания баз данных о структурно-функциональном разнообразии высших растений // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. Ред. Б. А. Юрцев. СПб.: БИН РАН. С. 181—193.

Экологические аспекты оттока ассимилятов. I. Температура // Физиол. раст. Т. 39. № 2. С. 1068—1077. (Совместно с М. В. Пахомовой и А. В. Сюткиной).

Многоуровневый анализ локализации пластидных пигментов у пустынных растений // Там же. № 5. С. 954—960. (Совместно с Т. Г. Масловой, И. А. Поповой, О. Ф. Поповой).

Экология и эволюция C^4-синдрома в семействах *Chenopodiaceae* и *Poaceae* // Бот. журн. Т. 77. № 2. С. 1—12. (Совместно с Т. А. Глаголевой, М. В. Чулановской, М. В. Пахомовой, К. Г. Кольчевским).

Сравнительный структурно-функциональный анализ пустынных, степных и луговых растений Монголии // Там же. № 7. С. 44—59. (Совместно с С. Н. Шереметьевым и Ц. Шийрэвдамба).

Effect of salanity on structure of assimilating organs and 14C labeling patterns in C3 and C4 plants of Ararat plain // Photosynthetica. Vol. 26. P. 363—369. (With T. A. Glagoleva, M. V. Chulanovskaya, M. V. Pakhomova, E. V. Voznesenskaya).

Dissimilar phloem loading in leaves with symplastic and apoplastic minor-vein configuration apoplastic // Planta. Vol. 186. P. 518—525. (With A. J. E. van Vel, A. Ammerlaan, L. P. M. Bik).

Ecophysiology of phloem loading in source leaves // Plant Cell Environ. Vol. 15. P. 265—270. (With A. J. E. van Bel).

1994. Эндоплазматическая сеть растений. Происхождение, структура, функции. 53 Тимирязевское чтение. СПб.: Наука. 80 с.

Effects of temperature on the conformation of the endoplasmic reticulum and on starch accumulation in leaves with the symplasmic minor-vein configuration // Planta. Vol. 194. P. 443—453. (With A. J. E. van Bel, M. V. Pakhomova, A. V. Syutkina).

Cytoplasmic streaming (chloroplast movement) as response to wounding in Elodea canadensis Michx. // J. Plant Physiol. Vol. 144. P. 518—524. (With J. Fromm, D. Krabel, W. Eschrich).

Фотосинтез, фотосинтетический метаболизм и транспорт ассимилятов у C_4-растений при оптимальных и низких температурах // Физиол. раст. Т. 41. № 1. С. 3—9. (Совместно с Т. А. Глаголевой, М. В. Чулановской, Т. И. Ивановой и др.).

1995. Биологическая специфика вида, диапазон возможных жизненных форм при интродукции // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. СПб.: БИН РАН. С. 14—17.

Structural aspects if intra- and inter-cellular exchanges via endoplasmic reticulum // Photosynthesis: from light to biosphere. Ed. P. Mathis. Netherlands: Kluwer Acad. Press. Vol. 5. P. 453—458.

Acquisition of carbon in *Elodea canadensis* Michx. // J. Plant Physiol. Vol. 145. P. 50—56. (With D. Krabe, W. Eschrich, J. Fromm, H. Ziegler).

Osmotic reactions of cytoplasm and organelles on the changes of photosynthate level in source leaves // Abstr. Intern. Conf. Transp. Assim., Canterbury, Kent. P. 24. (With M. V. Pakhomova, A. V. Syutkina).

Minor veins ultrastructure in variegated leaves of Coleus blumei and Tropaeolum majus related to export/import functions of green and white zones // Abstr. Intern. Conf. Transp. Assim., Canterbury, Kent. P. 23. (With K. E. Chebotareva, M. V. Pakhomova).

Effect of temperature on the photoassimilate transport/storage in leaves of the symplasmic species in subarctic zone // Abstr. Intern. Conf, Transp. Assim., Canterbury, Kent. P. 24. (With A. V. Syutkina).

New evidence of double-route photoassimilate translocation // Abstr. Intern. Conf. Transp. Assim., Canterbury, Kent. P. 24. (With M. V. Pakhomova, M. W. F. Luwe).

Photosynthesis, photosynthate transport and storage in species of subarctic zone // Abstr. X Photosynthesis Congr., Kluwer Acad. Publishers, Montpellier. P. 198. (With A. V. Syutkina).

Structural and functional variety of higher plants in Gobi desert // Asian ecosystems and their protection. Eds P. D. Gunin et al. Ulaanbaatar. P. 19—21. (With Ts. Schiirevdamba).

1996. Отток фотоассимилятов в природных и экспериментальных условиях // Физиол. раст. Т. 43. № 3. С. 328—343.

Динамика клеточных структур, связанных с оттоком и запасанием ассимилятов в листьях *Acanthus* и *Phlomis*, в норме и в условиях блокады флоэмного транспорта // Там же. С. 344—351. (Совместно с Д. Р. Баташевым).

Суточная динамика фотосинтеза, оттока и запасания ассимилятов в листьях *Thymus subarcticus* в условиях холодного климата // Там же. С. 352—359. (Совместно с А. В. Сюткиной).

Membrane compartmentation and cell-to-cell transport of photoassimilates // J. Exper. Bot. Special issue. Vol. 47. P. 1297.

From intermediary to transfer cells and from symplastic to apoplastic phloem loading. Phylogenetic and ontogenetic trends // Plant Physiology and Biochemistry. Special issue. 1996. P. 178. (With M. V. Pakhomova, A. V. Syutkina, A. J. E. van Bel et al.).

Location of the cell wall ingrowths in leaf minor veins in relation to the direction of transport fluxes // Plant Physiology and Biochemistry. Special issue. P. 178. (With A. V. Syutkina, M. V. Pakhomova, D. R. Batashev).

Comparative biology of trees and herbs. Intercellular communication // L'arbe. Biologie et developpement. Ed. C. Edelin. Montpellier, Naturalia Monspeliensia. P. 85—97.

Structural and functional specificities of woody plants in subarctic zones. L'arbre. Biologie et development. Ed. C. Edelin. Montpellier, Naturalia Monspeliensia. P. 122—124. (With A. V. Syutkina).

Different ratios of raffinose/saccharose-induced membrane depolarizations in the mesophyll of species with symplactic (*Catharanthus roseus*, *Ocimium basilicum*) or apoplastic (*Impatiens walleriana, Vicia faba*) minor-vein configurations // Planta. Vol. 199. P. 185—192. (With A. J. E. van Bel, J. H. M. Hendriks, E. M. J. C. Boon, A. P. van de Merwe).

Regulation of assimilate translocation by plasmodesmata: effect of temperature and water stress // Basic and applied research in plasmodesmatal biology. Eds W. Lucas et al. Zichron-Yakov, Israel. P. 132—134. (With M. V. Pakhomova, A. V. Syutkina).

Preparatory and functional changes in plasmodesmata structure // Basic and applied research in plasmodesmatal biology. Eds W. Lucas et al. Zichron-Yakov, Israel. P. 196—201. (With A. V. Syutkina, M. V. Pakhomova).

1997. Происхождение и локализация органелл растений // Физиол. раст. Т. 44. № 1. С. 115—137.

Надклеточная организация растений // Там же. № 6. С. 819—846.

Photooxidative damage in young leaves of declining grapevine: does it result from a new and possibly viroid-related disease? // Plant Cell Physiol. Vol. 38. N 1. P. 1—9. (With B. Jakob, R. Wolf, U. Heber, H. J. Gross).

Итоги 25-летних исследований терминальной флоэмы листа // Тр. Междунар. конф. по анат. и морф. раст. СПб. С. 172—173. (Совместно с М. В. Пахомовой, А. В. Сюткиной, Д. Р. Баташевым, К. Е. Чеботаревой).

Последовательность структурных и функциональных реакций растений на понижение температуры до нижнего предела вегетации // Там же. С. 242—243. (Совместно с А. В. Сюткиной).

Опыт создания типологии флоэмных терминалей для подклассов *Lamiidae* и *Asteridae* // Там же. С. 159—160. (Совместно с Д. Р. Баташевым).

Методы выделения и биохимического анализа апопластного эксудата листа и опыт их использования на растениях с разной структурой транспортной системы ассимилятов // Там же. С. 169—170. (Совместно с О. В. Войцеховской, M. Luwe, U. Heber).

Структурные изменения эндоплазматического ретикулума в семядолях прорастающих семян *Cucurbita pepo* L. // Там же. С. 195—196. (Совместно с М. В. Пахомовой).

Характерные и редкие типы флоэмных терминалей для растений Субарктики (на примере флоры Кольского полуострова) // Там же. С. 203—204. (Совместно с А. В. Сюткиной).

Характеристика ультраструктуры и дыхательного метаболизма белых и зеленых зон листа *Coleus blumei* в норме и эксперименте // Там же. С. 211—212. (Совместно с К. Е. Чеботаревой, О. А. Шерстневой, Т. И. Ивановой, М. В. Пахомовой).

Структура и функционирование представителей рода *Carex* на градиенте влажности почвы // Там же. С. 214—215. (Совместно с С. Н. Шереметьевым).

1998. Фотосинтез и экспорт фотосинтатов. Развитие транспортной системы и донорно-акцепторных отношений // Физиол. раст. Т. 45. № 4. С. 614—631.

А. Т. Мокроносов (к 70-летию) // Экология. № 6. С. 493—495. (Совместно с Н. С. Мамушиной, Г. Ф. Некрасовой).

Plant transport system in development. A model // Flow and Deformation in Biology and Environment. Ed. J. Blahovec. Czech Univ. of Agriculture. Prague. P. 145—149.

Столетний диалог на тему таксономической и экологической специфичности структур и функций // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. СПб. Т. 1. С. 156—157.

Экологически-зависимый баланс функций. Динамика транспорта и содержания ассимилятов в листе, ее связь с фотосинтезом и дыханием // Там же. С. 157—158. (Совместно с М. В. Пахомовой, А. В. Сюткиной, О. В. Войцеховской).

Динамика содержания ассимилятов в апопласте листьев двух групп растений в норме и при блокаде флоэмного транспорта // Там же. С. 155. (Совместно с О. В. Войцеховской, М. В. Пахомовой, У. Хэбер).

Анализ таксоноспецифичности терминальной флоэмы листа в подклассах *Lamiidae* и *Asteridae* // Там же. С. 148—149. (Совместно с Д. Р. Баташевым).

Развитие транспортных и запасающих структур в семядолях прорастающих семян *Pisum sativum* и *Caragana arborescens* (*Fabaceae*) // Там же. С. 188—189. (Совместно с М. В. Пахомовой).

Экологическая специфика типов терминальной флоэмы и их распределение вдоль вектора экстремальности факторов среды // Там же. С. 201—202. (Совместно с А. В. Сюткиной).

Роль нефотосинтезирующих зон в метаболизме пестрого листа *Coleus blumei* (*Lamiaceae*) // Там же. С. 207—208. (Совместно с К. Е. Чеботаревой).

1999. Таксономическая и экологическая специфичность структур и функций растений // Бот. журн. Т. 84. № 6. С. 1—7.

Интеграция методов, подходов и парадигм в современной ботанике // Петербургская академия наук в истории академий мира. СПб.: СПбНЦ РАН. С. 155—168.

Carbohydrate transport and storage in leaf tissues of dicots // Abstr. Intern. Conf. Assim. Transp. and Partition. Newcastle, Australia. P. 111. (With M. V. Pakhomova, A. V. Syutkina, D. R. Batashev et al.).

Ancestral types of terminal phloem in the leaves of dicots // Abstr. Intern. Conf. Assim. Transp. and Partition. Newcastle, Australia. P. 110. (With D. R. Batashev, M. V. Pakhomova, A. V. Syutkina).

Changes in the sugar levels in leaf apoplast of plants with different companion cells structure under blockage of phloem translocation // Abstr. Intern. Conf. Assim. Transp. and Partition. Newcastle, Australia. P. 119. (With O. V. Voitsekhovskaja, U. Heber, M. V. Pakhomova).

Structural types and ecophysiology of terminal phloem in plant species of steppes and deserts // Abstr. Intern. Conf. Assim. Transp. and Partition. Newcastle, Australia. P. 109. (With A. V. Syutkina).

Structural types and ecophysiology of terminal phloem in plant species of taiga and tundra // Abstr. Intern. Conf. Assim. Transp. and Partition. Newcastle, Australia. P. 264. (With A. V. Syutkina).

Assimilate transport and storage in developing cotyledons of *Cucurbita pepo* and *Pisum sativum* // Abstr. Intern. Conf. Assim. Transp. and Partition. Newcastle, Australia. P. 175. (With M. V. Pakhomova).

2000. Сравнительная анатомия и физиология терминальных пучков и околопучковой паренхимы в листьях двудольных растений // Бот. журн. Т. 85. № 7. С. 34—50.

Структурно-функциональные особенности растений Арктики: широтное распределение видов по типам терминальной флоэмы // Там же. № 2. С. 54—69. (Совместно с А. В. Сюткиной).

Особенности терминальной флоэмы листа у представителей семейства *Gentianaceae* // Там же. № 9. С. 1—8. (Совместно с Д. Р. Баташевым).

Структурно-функциональное разнообразие видов — основа разнообразия флор и типов растительности // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия. Ред. Б. А. Юрцев. СПб: БИН РАН. С. 350—374.

Анализ флоры Сунтар-Хайята с использованием структурной типологии растений и аннотированного списка видов // Там же. С. 375—390. (Совместно с А. В. Разумовской (Сюткиной)).

Динамика транспорта и запасания углеводов в листьях растений с симпластной и апопластной загрузкой флоэмы в норме и при экспериментальных воздействиях // Физиол. раст. Т. 47. № 1. С. 120—141. (Совместно с М. В. Пахомовой).

Compartmentation of assimilate fluxes in leaves. I. Ultrastructural responses of mesophyll and companion cells to the alteration of assimilate export // Plant Biol. Vol. 2. P. 98—106. (With M. V. Pakhomova, A. V. Syutkina, O. V. Voitsekhovskaja).

Compartmentation of assimilate fluxes in leaves. II. Apoplastic sugar levels in leaves of plants with different companion cell types // Plant Biol. Vol. 2. P. 107—112. (With O. V. Voitsekhovskaja, M. V. Pakhomova, A. V. Syutkina, U. Heber).

Итоги структурной типологии растений Монголии. Ботанико-географическое распределение типов // Азиатские экосистемы — 2000. Улан-Батор. С. 121—124. (Совместно с Ц. Шийрэвдамба).

Структурно-функциональная типология растений степей и пустынь // Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии. СПб.: БИН РАН. С. 201—203. (Совместно с Ц. Шийрэвдамба, А. В. Сюткиной).

2001. Жизнь отданная науке. А. Т. Мокроносов (1928—2000) // Физиол. раст. Т. 48. № 2. С. 165—171.

Типы осевых и периферических тканей листа: их экологические и эволюционные ряды // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. Ред. А. А. Оскольский, Д. Д. Соколов, А. К. Тимонин. СПб.: БИН РАН. С. 152—163.

Stofftransport in Esche // Assimilattransport in Bäumen. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. S. 68—94. (With R. Langenfeld-Heyser, E. Fritz, T. Rilling, W. Eschrich).

Структурно-функциональное разнообразие растений. Экологический и эволюционный анализ // Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI веке. Сыктывкар. С. 7.

2002. Транспорт и распределение ассимилятов. Направления, подходы и методы исследований // Физиол. раст. Т. 49. № 1. С. 22—39.

Energy-dependent uptake of the sugars from leaf apoplast: The study of plant species differing by the structure of minor veins // Физиол. раст. Vol. 49. N 1. P. 52—62. (With O. V. Voitsekhovskaja, U. Heber, N. G. Buchov et al.).

Электронно-микроскопические свидетельства вакуолярной природы флоэмного эксудата // Физиол. раст. Т. 49. № 2. С. 181—193. (Совместно с М. В. Пахомовой).

Экологическая дифференциация двудольных. I. Деревья и травы // Усп. совр. биол. Т. 122. № 1. С. 55—72.

Экологическая дифференциация двудольных. II. Физиологический статус и роль в экосистемах // Там же. С. 73—83.

Развитие структур и функций науки в условиях интеграции и дифференциации глобальной экономики. Параллели со структурно-функциональным развитием биологических систем // Петербургские фрагменты научной картины мира. Ред. Е. А. Иванова, Ю. А. Петросян, Э. А. Троп. СПб.: СПбНЦ РАН. С. 103—118.

Роль структурных исследований в разработке общих проблем ботаники // Тр. II Междунар. конф. анат. и морф. раст. СПб.: БИН РАН. С. 6.

Тенденции развития терминальной флоэмы в надпорядке *Cornanae* // Там же. С. 22. (Совместно с Д. Р. Баташевым).

Функциональная специализация клеток-спутников терминальной флоэмы к синтезу стахиозы // Там же. С. 333. (Совместно с О. В. Войцеховской, G. Lohaus, М. В. Пахомовой и др.).

Структурные преобразования ЭР в клетках развивающихся семядолей *Cucurbita pepo* L. // Там же. С. 344. (Совместно с М. В. Пахомовой).

Интенсивность дыхания растений с симпластной и апопластной загрузкой флоэмы // Там же. С. 345. (Совместно с О. А. Семихатовой).

Ультраструктура и динамика белых и зеленых зон *Coleus blumei* под влиянием изменений светового режима // Там же. С. 349. (Совместно с К. Е. Чеботаревой).

2003. Водный режим травянистых растений на градиенте влажности почвы. V. Структурно-функциональные корреляции на материале однодольных и двудольных растений // Бот. журн. Т. 88. № 5. С. 1—22. (Совместно с С. Н. Шереметьевым).

Жизненные формы и структурные типы двудольных. Закономерности распределения в экосистемах // Матер. III съезда Русского ботанического общества, Новосибирск; Барнаул.

Сопряженная эволюция фотосинтетического аппарата и транспортных коммуникаций листа двудольных // Тез. докл. V съезда Общества физиологов растений России. Пенза. С. 10—11.

Компартментация транспортных углеводов в листьях растений с симпластной загрузкой флоэмы // Там же. С. 99. (Совместно с О. В. Войцеховской, G. Lohaus, М. В. Пахомовой и др.).

Какие сигнальные пути ведут к активации экспрессии AmSTS1 в клетках-спутниках флоэмы? // Там же. С. 110. (Совместно с Е. Л. Рудашевской, О. В. Войцеховской, K. Pawlowsaki).

Expression pattern and regulation of an intermediary cell-specific stachyose synthase gene // Abstr. Intern. Conf. Phloem Transport, Bayreuth, Germany. P. 180. (With O. Voitsekhovskaja, G. Lohaus, H. Heldt, K. Pawlowski).

2004. Транспортная система сосудистых растений. С.-Петербург: Изд-во СПбГУ. 422 с.

Транспортная зависимость эволюции листа двудольных // Журн. общей биол. Т. 65. № 5. С. 389—408.

Вопросы транспорта и распределения ассимилятов на международных конференциях // «А. Л. Курсанов. Жизнь и творчество». Ред. Вл. В. Кузнецов. М.: Наука. С. 143—148.

Типы растений флор высоких широт. Их структурно-функциональная специфика // Проблемы физиологии растений Севера. Петрозаводск. С. 51. (Совместно с А. В. Разумовской).

Особенности развития древесных растений в условиях Севера // Проблемы физиологии растений Севера. Петрозаводск. С. 136. (Совместно с Л. Л. Новицкой).

Ритмика транспортных процессов, отраженная структурой древесины // Строение, свойства и качество древесины. СПб.: СПбГЛА. Т. 1. С. 54—56.

2005. Роль пластид и транспортной системы ассимилятов в регуляции развития высших растений // Онтогенез. Т. 36. № 3. С. 1—18.

Симпластные и апопластные двудольные // Бот. журн. Т. 90. № 10. С. 1454—1467. (Совместно с М. В. Пахомовой, Д. Р. Баташевым, А. В. Разумовской и др.).

Эволюция и зональные тренды адаптивных форм цветковых растений // Происхождение и эволюция биосферы. Новосибирск. С. 42—43.

Организация терминальной флоэмы в семействе *Apocynaceae* // Бот. журн. Т. 90. № 9. С. 1368—1379. (Совместно с Д. Р. Баташевым).

Transport-dependent leaf evolution in dicots // Proc. XIX Bot. Congr. Vienna. P. 338. (With M. V. Pakhomova, D. R. Bataschev, O. V. Voitsekhovskaja).

Ancestral types of minor vein phloem for subclasses of dicotyledonous plants // Proc. XIX Bot. Congr. Vienna. P. 389. (With D. R. Bataschev).

Phloem loading in two *Scrophulariaceae* species: what can drive symplastic flow via plasmodesmata? // Proc. XIX Bot. Congr. Vienna. P. 155. (With O. V. Voitsekhovskaja, O. A. Koroleva, D. R. Batashev et al.).

Структурно-функциональные типы растений флор Центральной Азии и Восточной Сибири // Азиатские экосистемы. Улан-Батор. С. 28—32. (Совместно с Ц. Шийрэвдамба).

2006. Phloem loading in two *Scrophulariaceae* species: what can drive symplastic flow via plasmodesmata? // Plant Physiology. Vol. 140. P. 383—395. (With O. V. Voitsekhovskaja, O. A. Koroleva, D. R. Batashev et al.).

Подвижная сетевая организация пластид и митохондрий в растительных клетках // Цитология. Т. 48. № 4. С. 271—282.

Структурно-функциональный базис дешифрирования метеоинформации растений // Бот. журн. Т. 91. № 3. С. 361—374.

Вакуом растений // Усп. совр. биол. Т. 126. № 4. С. 348—366.

Структурные типы терминальной флоэмы двудольных растений побережья Восточного Мурмана // Устойчивость экосистем и проблемы сохранения биоразнообразия на Севере. Кировск: ПАБСИ. Т. 1. С. 21—24. (Совместно с А. В. Разумовской, В. А. Костиной).

2007. Роль тонопласта клеток мезофилла в определении русла загрузки флоэмы. К 30-летию исследований загрузки флоэмы // Физиол. раст. Т. 54. № 1. С. 5—14.

Экологическая эволюция флоэмы двудольных // ДАН. Серия биологическая. Т. 416. № 4. С. 563—567. (Совместно с М. В. Пахомовой и С. Н. Шереметьевым).

Эволюция углеводного и азотного питания в семействе *Scrophulariaceae* // Бот. журн. Т. 92. № 6. С. 785—799.

Phloem loading in symplastic and apoplastic dicots // Intern. Conf. «Sink-Source Relationships in Plants». Kaliningrad. (With M. V. Pakhomova). P. 8—10.

Phloem loading and driving forces for symplastic flow via plasmodesmata in two *Scrophulariaceae* species // Intern. Conf. «Plant Vascular Biology». Taipen. P. 66. (With O. V. Voitsekhovskaja, O. A. Koroleva, D. R. Batashev et al.).

Результаты 30-летних сравнительных исследований загрузки флоэмы ассимилятами // Матер. VI съезда общества физиологов растений России. Сыктывкар. Т. 1. С. 14—17. (Совместно с М. В. Пахомовой и С. Н. Шереметьевым).

Рутиноза — новый транспортный дисахарид у растений? // Там же. С. 103—104. (Совместно с А. Н. Мельниковой, Н. С. Мамушиной, Е. К. Зубковой и др.).

Исследование локализации экспрессии галактинолсинтазы ATGOL2 (AC009323) в листьях *Arabidopsis thaliana* методом гибридизации in situ // Там же. С. 129—131. (Совместно с Е. Л. Рудашевской, K. Pawlowski, О. В. Войцеховской).

2008. Клеточные системы растений // Физиол. раст. Т. 55. № 2. С. 300—311.

Двудольные мела, палеогена и неогена. Адаптогенез терминальной флоэмы // Журн. общей биол. Т. 69. № 3. С. 220—237. (Совместно с М. В. Пахомовой и С. Н. Шереметьевым).

Климат планеты и тренды экологической эволюции растений // Докл. АН Серия биол. Т. 420. № 2. С. 275—278. (Совместно с С. Н. Шереметьевым).

Травы холодных и жарких равнин // Бот. журн. Т. 93. № 8. С. 1161—1187.

Структура терминальной флоэмы в семействе *Rubiaceae* в связи с его филогенией // Там же. № 12. С. 1846—1862. (Совместно с Д. Р. Баташевым и М. В. Пахомовой).

Перспективы сравнительной анатомии и физиологии растений // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Петрозаводск. Т. 6. С. 31—34.

Структурные и функциональные различия комплексов «клетка-спутник — ситовидный элемент» флоэмных окончаний *Alonsoa meridionalis* O. Kuntze (*Scrophulariaceae*) // Там же. С. 26—29. (Совместно с О. В. Войцеховской, К. Н. Демченко, Д. Р. Баташевым и др.).

Роль восстанавливающего дисахарида рутинозы в транспорте ассимилятов у видов семейств *Datiscaceae* // Там же. С. 76—77. (Совместно с А. Н. Мельниковой, Н. С. Мамушиной, Е. К. Зубковой и др.).

Структурно-функциональная характеристика белой и зеленой зон пестрого листа *Coleus blumei* Benth. // Там же. С. 143—144. (Совместно с К. Е. Чеботаревой).

2009. Природа пищевого тракта сосудистых растений // Цитология. Т. 51. № 5. С. 375—387.

C_4-травы Старого и Нового Света // Бот. журн. Т. 94. № 12. С. 1753—1770. (Совместно с С. Н. Шереметьевым).

Тренды экологической эволюции трав // Журн. общей биол. Т. 70. № 5. С. 435—459. (Совместно с С. Н. Шереметьевым).

Эволюция клеточных систем растений // Чарльз Дарвин и современная биология. СПб.: Наука. С. 146—149.

Evidence for functional heterogeneity of sieve element-companion cell complexes in minor vein phloem of *Alonsoa meridionalis* // J. Exper. Bot. Vol. 61. P. 345—356. (With O. V. Voitsekhovskaja, E. L. Rudashevskaya, K. N. Demchenko et al.).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582.29 (083.71)

© Л. Г. Бязров

(*РЕЦЕНЗИЯ*). ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ЛИШАЙНИКОВ РОССИИ. ВЫП. 6—10 / ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР *Н. С. ГОЛУБКОВА*. СПб.: НАУКА. 1996, 203 С.; 1998, 166 С.; 2003, 277 С.; 2004, 340 С.; 2008, 515 С.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ЛИШАЙНИКОВ СССР. ВЫП. 1—5 / ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР *И. И. АБРАМОВ*. ЛЕНИНГРАД: НАУКА. 1971, 412 С.; 1974, 283 С.; 1975, 275 С.; 1977, 344 С.; 1978, 305 С.

L. G. BIAZROV. (*A REVIEW*). HANDBOOK OF THE LICHENS OF RUSSIA. ISS. 6—10 / ED. BY *N. S. GOLUBKOVA*. ST. PETERSBURG: NAUKA. 1996, 203 P.; 1998, 166 P.; 2003, 277 P.; 2004, 340 P.; 2008, 515 P. HANDBOOK OF THE LICHENS OF THE USSR. ISS. 1—5 / ED. BY *I. I. ABRAMOV*. LENINGRAD: NAUKA. 1971, 412 P.; 1974, 283 P.; 1975, 275 P.; 1977, 344 P.; 1978, 305 P.

Институт проблем экологии и эволюции РАН
119071 Москва, Ленинский пр., 33
E-mail: lev.biazrov@rambler.ru
Поступила 09.12.2008
Окончательный вариант получен 29.04.2009

Публикация в 2008 г. 10-го выпуска «Определителя лишайников России» завершила многолетний труд большого коллектива лихенологов по изданию этой монументальной (3120 стр.) сводки видового разнообразия лихенобиоты страны и прилегающих территорий. Первые 5 выпусков были опубликованы с 1971 по 1978 г. и имели общее название «Определитель лишайников СССР». Ответственным редактором этих книг был И. И. Абрамов. У выпусков 6—10, изданных в 1996—2008 гг. с измененным на «Определитель лишайников России» названием, ответственным редактором была Н. С. Голубкова. Авторами-составителями 10 выпусков «Определителя» являются М. П. Андреев (вып. 7, 8, 10), О. Б. Блюм (вып. 3), Л. И. Бредкина (вып. 8), Д. Е. Гимельбрант (вып. 10), Н. С. Голубкова (вып. 5, 6, 8, 10), А. А. Добрыш (вып. 8, 10), А. В. Домбровская (вып. 3, 6), М. П. Журбенко (вып. 6), Ц. Н. Инашвили (вып. 3), О. А. Катаева (вып. 10), С. Я. Кондратюк (вып. 9), Е. Г. Копачевская (вып. 1, 4), Ю. В. Котлов (вып. 6, 7, 8, 10), З. Г. Крусанова (вып. 6), М. Ф. Макаревич (вып. 1, 4), И. И. Макарова (вып. 7, 8, 9, 10), А. Н. Окснер (вып. 1, 2, 4, 9), А. В. Питеранс (вып. 3), К. А. Рассадина (вып. 1), Е. Г. Ромс (вып. 3), В. П. Савич (вып. 3, 5), А. Н. Титов (вып. 10), Т. Ю. Толпышева (вып. 10), Х. Х. Трасс (вып. 5), И. А. Урбанавичене (вып. 8, 10), Г. П. Урбанавичюс (вып. 8, 10), А. Е. Ходосовцев (вып. 9), всего 27 специалистов из Грузии (1), Латвии (1), России (17), Украины (7), Эстонии (1). К сожалению, почти трети перечисленных лихенологов, увы, уже среди нас нет.

Я провел библиографические изыскания и в доступных источниках не нашел прецедента, чтобы определитель растений и грибов какой-либо территории издавался столь длительный срок (37 лет) и состоял из 10 книг внушительного объема, включающих в себя определительные таблицы и диагнозы 3085 видов. В диагнозах наряду с подробной характеристикой морфологических, анатомических, химических признаков сообщается о субстрате, на котором встречаются представители вида, типах сообществ, в которых они произрастают, а также распространении вида как в стране, так и на земном шаре.

Почему «Определитель» издавался столь продолжительное время? Точно ответить могут лишь организаторы и участники работы. Я впервые услышал об идее начать работу по подготовке «Определителя» в 1965 г. в г. Тарту на одном из региональных симпозиумов криптогамистов, которые в то время проводились регулярно. В 1967 г. на симпозиуме в Тбилиси авторы-составители первых выпусков уже конкретно обсуждали структуру издания и первые итоги проделанной работы по подготовке рукописей будущих книг. А нужда в таком пособии была чрезвычайно острой. Имевшиеся в наличии определители лишайников А. Н. Окснера (1937), М. П. Томина (1937, 1956) были изданы или подготовлены к публикации еще в конце 1930-х годов и представляли собой библиографическую редкость. «Определитель» Н. С. Голубковой был издан в 1966 г. Да и все они охватывали части лишь европейской территории СССР. Не было еще и определителя лишайников Европы J. Poelt (1969). И большинство лихенологов страны, особенно начинающие в то время, как и автор рецензии, с нетерпением и надеждой ожидали издания «Определителя» лишайников страны. В 1971 г. появился его первый выпуск. В нем были определительные таблицы и диагнозы 638 видов таких крупных семейств, как *Pertusariaceae*, *Lecanoraceae*, *Parmeliaceae* в объеме системы A. Zahlbruckner. Но в книге отсутствовало то, с чего обычно начинаются определители — ключи для идентификации семейств и родов, которые можно было бы определить с помощью издаваемого пособия. Определительная таблица семейств лишайников в объеме системы A. Zahlbruckner была помещена в вып. 2, изданном в 1974 г., автором которого был А. Н. Окснер. По своему содержанию (морфология, систематика, географическое распространение) эта книга должна бы быть первым выпуском, поскольку в ней изложены особенности строения лишайников, история их изучения, бионты этих симбиотических ассоциаций, известные в то время взгляды на систематическое положение, филогению лихенизированных грибов и другие сведения о них.

Последующие 3 выпуска издавались через 1—2 года каждый, но между публикациями вып. 5 и 6 интервал составил 18 (!) лет — 1978 и 1996 гг., соответственно. Прошло еще 12 лет, и издание «Определителя» было завершено. И здесь уместно отметить выдающуюся роль Н. С. Голубковой, ответственного редактора последних 5 выпусков. Именно в возглавляемой ею Лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН велась основная работа по подготовке выпусков «Определителя». И эту работу осуществляли взращенные и обученные Н. С. лихенологи, а также привлеченные ею сотрудники из других учреждений РФ и Украины. Громадный опыт, эрудиция Н. С. позволили ей как ответственному редактору издания значительно улучшить представленные авторами-составителями ключи для определения. Я об этом могу судить, поскольку имел возможность сравнить рукописные варианты ключей для определения некоторых родов с их опубликованными версиями. В результате специалисты России, а также соседних стран, не утратившие навыков владения русским языком, получили пособие, которое многие годы будет помогать им идентифицировать образцы лишайников, собранных на территории северной Евразии.

Однако пользоваться «Определителем» будет сложно. Прежде всего, за столь длительный срок его издания кардинально изменились представления о месте лишайников в системе органического мира. В то время, когда начинали готовить первые выпуски «Определителя», лишайники было принято рассматривать как часть царства растений, что отражено в «Жизни растений», т. 3 (1977). Однако А. Н. Окснер придерживался иной точки зрения — лишайники являются грибами, что отражено в вып. 2. И ныне это принято большинством лихенологов. Бурное развитие систематики лишайников, особенно применение современных приборов, изучение молекулярно-генных признаков привело к пересмотру объемов таксономических единиц лишайников, отказу от системы A. Zahlbruckner, на основе которой были проведены обработки семейств для выпусков 1, 3—5 «Определителя». Кто тогда полагал, что представители столь морфологически различных родов, как *Lepraria*, *Squamarina*, *Stereocaulon*, принадлежат к одному семейству? В последующих выпусках 6—10 авторы-составители в основном придерживались новых представлений об объеме семейств лишайников. Однако таблица для определения семейств в их новой трактовке взамен той, которая опубликована в вып. 2, в выпусках 6—10 отсутствует, что, конечно, затрудняет пользование «Определителем», состоящим из 10 книг. А лучше бы было наличие определительной таблицы родов, как, например, в определителе V. Wirth (1995). Пользователям «Определителя» также следует учитывать, что ряд видов, диагнозы которых даны в первых выпусках «Определителя», позднее были сведены в синонимы или перенесены в другие роды и даже семейства. К сожалению, некоторые авторы-составители при подготовке обработок для выпуска «Определителя» не учитывали наличие упомянутых ранее определителей А. Н. Окснера, М. П. Томина, Н. С. Голубковой, книг А. Н. Окснера (1956, 1968) о лишайниках Украины, которыми прежде пользовались несколько поколений специалистов и любителей. В результате иногда трудно понять статус ряда таксонов, представленных в упомянутых изданиях, поскольку в опубликованных выпусках «Определителя» они не представлены даже в синонимах. Например, *Biatora minuta* (=*Lecidea minuta*). Изменились и сведения о географическом распространении многих таксонов — меньше стало видов-эндемиков страны, а наличие некоторых на ряде континентов, например в Австралии, не подтверждено современными исследованиями. И, наоборот, ареалы ряда видов перешли в категорию более обширных, чем указано в книгах «Определителя», из-за детального изучения лихенобиот регионов, о лишайниках которых прежде имелись отрывочные сведения, как, например, Антарктика или Южная Америка.

Качество определителей обычно оценивают удобством ключей. У рецензируемого издания авторов-составителей очень много. И однозначно судить о всех его ключах невозможно. Критически следует относиться к такому используемому в ключах критерию как приуроченность к субстрату. Имеется немало свидетельств того, что виды, считавшиеся облигатными эпилитами, в горах встречаются на коре деревьев и древесине. Например, некоторые представители родов *Lasallia*, *Rhizocarpon*, *Rhizoplaca*. Наблюдали и противоположные случаи, когда эпифиты, признаваемые как облигатные, встречали на каменистом субстрате или на почве.

Я надеюсь, что сделанные замечания не будут восприняты как умаление громадного труда авторов-составителей. Эти ремарки адресованы пользователям «Определителя», чтобы они уточняли номенклатуру, географическое распространение видов по современным источникам. А авторам-составителям и редакторам «Определителя» хотелось бы выразить признательность за труд, терпение и поздравить лихенологов и любителей лишайников с завершением монументального лихенологического «долгоиздания», которое поможет всем нам познавать лихено-

биоту России и соседних стран. Я также надеюсь, что кто-либо из лихенологов решится составить дополнение к изданным 10 книгам «Определителя», которое содержало бы определительные таблицы родов лишайников, встреченных на территории РФ. Решить эту задачу будет нелегко, поскольку следует учитывать, с одной стороны, современную трактовку их объема, с другой — наличие выпусков «Определителя», к которым следует адресовать ссылки в определительных таблицах. Хотелось бы, чтобы наличие 10 книг «Определителя» стимулировало создание и издание компактных региональных определителей лишайников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубкова Н. С. Определитель лишайников средней полосы европейской части СССР. М.; Л., 1966. 256 с.

Жизнь растений. В 6 томах. Т. 3. Водоросли. Лишайники. М., 1977. 487 с.

Окснер А. Н. Определитель лишайників УССР. Київ, 1937. 341 с. (на укр. яз.).

Окснер А. Н. Определитель лишайників УССР. Київ, 1956. Т. 1. 494 с.; 1968. Т. 2. (Вып. 1). 500 с. (на укр. яз.).

Определитель лишайников СССР. Вып. 1. Л., 1971. 412 с.; Вып. 2. Л., 1974. 283 с.; Вып. 3. Л., 1975. 275 с.; Вып. 4. Л., 1977. 344 с.; Вып. 5. Л., 1978. 305 с.

Определитель лишайников России. Вып. 6. СПб., 1996. 203 с.; Вып. 7. СПб., 1998. 166 с.; Вып. 8. СПб., 2003. 277 с.; Вып. 9. СПб., 2004. 340 с.; Вып. 10. СПб., 2008. 515 с.

Томин М. П. Определитель кустистых и листоватых лишайников СССР. Минск, 1937. 311 с.

Томин М. П. Определитель корковых лишайников европейской части СССР (кроме крайнего Севера и Крыма). Минск, 1956. 532 с.

Poelt J. Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten. 1969. 757 S.

Wirth V. Flechtenflora. Bestimmung and ökologische Kennzeichnung der Flechten Südwestdeutschlands und angrenzender Gebiete. Stuttgart, 1995. 661 S.

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.315 : 006.3 (571.6)

© Ю. И. Манько, В. П. Верхолат

ПРИМОРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 2008 ГОДУ

Yu. I. MAN'KO, V. P. VERKHOLAT. THE PRIMORYE BRANCH OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY IN 2008

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостока, 159
Факс (4232) 310-193
E-mail: Verkholat@ibss.dvo.ru
Поступила 19.03.2009

На конец декабря 2008 г. в Приморском отделении РБО состоят на учете 136 человек, в течение года вновь приняты в ряды РБО 6 молодых научных сотрудников Дальневосточного отделения РАН, снято с учета по разным причинам 8 человек. Проведено 8 заседаний, на которых заслушано 11 докладов.
Ключевые слова: Русское ботаническое общество, Приморское отделение.

На конец декабря 2007 г. в Приморском отделении РБО состоят на учете 136 человек. За отчетный год приняты в ряды Русского ботанического общества 6 научных сотрудников Дальневосточного отделения (ДВО) РАН. Это — **Н. В. Зайцева** (Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, г. Биробиджан), **О. М. Шелехова, Е. В. Зорина, Е. Н. Навросъ** (Ботанический сад-институт — БСИ ДВО РАН, г. Владивосток), **Е. С. Лонкина** (Государственный природный заповедник «Бастак»), **Н. В. Васильева** (Дальневосточный государственный университет, г. Владивосток).

В течение года проведено 8 заседаний, на которых заслушано 11 докладов, а также решались организационные вопросы: прием в члены общества, вручение членских билетов, выборы делегатов на 12-й Ботанический съезд РБО.

На январском заседании по инициативе **П. В. Крестова** (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) обсуждался вопрос об организации на Дальнем Востоке журнала ботанической направленности. Предварительное название — «BOTANICA PACIFICA». Инициативная групп сформирована членами комиссии по Комаровским чтениям. Для дальнейшего развития в направлении нового журнала предлагалось оценить потребности российского и зарубежного научных сообществ в таком журнале, сформировать редколлегию и определить круг потенциальных рецензентов статей. В связи с этим инициативная группа рассылает информацию о новом журнале всем, кто может быть заинтересован в нем и кто может принять участие в его организации.

На этом же заседании **Е. В. Зорина** (БСИ ДВО РАН, г. Владивосток) сделала доклад по материалам диссертационной работы «Биологические особенности выгоночных роз в защищенном грунте южного Приморья». Цель исследования — выявление адаптационных возможностей, продуктивности и декоративности выгоночных роз в различных микроэкологических условиях и разработка наиболее эф-

фективных приемов выгонки в защищенном грунте. Впервые ею исследован органогенез у 72 сортов выгоночных роз в условиях защищенного грунта южного Приморья. Установлено, что формирование генеративных органов начинается при длине побега от 1 см до 70 см в зависимости от технологии ведения культуры и сортовых особенностей. Выявлена зависимость ризогенеза и анатомического строения побегов роз, обладающих различной регенерационной способностью: чем шире кольцо ксилемы, тем ниже укореняемость.

К. Е. Вершинин (Лимнологический институт СО РАН, группа комплексного изучения оз. Хубсугул, г. Иркутск) на февральском заседании в докладе «Динамика растительного покрова и условия увлажнения болот юга Восточной Сибири в голоцене» рассказал об итогах изучения ботанического состава ряда торфяных разрезов на юге Восточной Сибири. Впервые для региона проведен детальный расчет хронологических рубежей формирования локального растительного покрова болот на основе калиброванной геохронологической шкалы, проведена реконструкция условий увлажнения с использованием индекса увлажнения и его сравнение с трендом вариаций степь/лес (индекс SFI). Состав основных растений-образователей позволил выделить в регионе 2 ботанико-географические группы торфяников: предгорно-подгорные побережий байкальской впадины и высокогорные. Изученные болотные экосистемы развиваются в направлении от эутрофно-мезотрофных к олиготрофным. Условия увлажнения изученных торфяных массивов определяются, главным образом, воздействием суммы экзогенных факторов: климата и регионального/локального базисов эрозии. Полученные результаты могут быть использованы для биоклиматостратиграфических исследований в регионе.

П. В. Крестов, А. М. Омелько (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) на втором февральском заседании поделились впечатлениями о растительности островов Тайвань и Рюкю. Докладчики привели подробную информацию с демонстрацией интересных снимков о растительном покрове океанического сектора субтропической зоны, особо остановившись на экосистемах мангровых лесов, субтропических лесов из вечнозеленых дубов, на экосистемах современных рефугиумов, в которых в настоящее время представлены плейстоценовые реликтовые комплексы: леса из *Fagus hayate*, *Picea morissonicola*, *Abies kawakami*. Авторы остановились на системе менеджмента лесов островов Рюкю и Тайваня, которая обсуждалась на конференции: «Картографирование лесов Тайваня», состоявшейся в г. Тайпей. П. В. Крестов и А. М. Омелько выступили на ней с докладами «Разнообразие лесов и биоклиматы северной Азии» и «Моделирование архитектуры кроны хвойных деревьев». В полевых работах на островах авторы участвовали зимой 2006 и 2007 гг.

В. М. Старченко (Амурский филиал БСИ ДВО РАНЮ, г. Благовещенск) на мартовском заседании в докладе «Редкие виды в зоне прямого влияния планируемой Нижнезейской ГЭС» рассказала о ботанических исследованиях растительного покрова в зоне строительства, которые были проведены в конце августа—начале сентября 2007 г. в долине р. Зеи от устья р. Деп (левый приток Зеи) до устья р. Селемджи. Цель ботанических исследований — оценка состояния редких и охраняемых видов растений в зоне влияния Граматухинского гидроузла для подготовки материалов 1-го этапа разработки ОВОС Граматухинской ГЭС. Эти материалы необходимы для экологической экспертизы этого проекта.

В результате полевых работ и камеральной обработки материала было выявлено 42 вида, занесенных в региональную сводку (Старченко и др., 1995) и Красную книгу РФ (1988). Наибольший интерес представляли находки охраняемых и редких степных видов, которые на территории Амурской обл. встречаются очень редко: Змеевка растопыренная (*Cleistogenes squarrosa*), Ковыль байкальский (*Stipa baica-*

lensis), Стевения левкойная (*Stevenia cheiranthoides*) и др. Из-за поздних сроков проведения работ не были найдены Бразения Шребера (*Brasenia schreberi*), Кальдезия почколистная (*Cadesia reniformis*) и эндемичный, Пырейник зейский (*Elymus zejensis*), произрастание которых в данном районе подтверждено имеющимися более ранними гербарными сборами. Проведенные исследования выявили в зоне затопления большое количество редких и охраняемых видов, потеря части популяций которых при создании Нижнезейского гидроузла нанесет невосполнимый ущерб этим видам.

С. Ю. Гришин (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) на мартовском заседании в докладе «Поражение растительности в результате крупного извержения вулкана Шивелуч (Камчатка, 2005 г.)» рассказал о характере извержения вулкана и своих исследованиях растительного покрова в районе поражения выбросами вулканогенных материалов. Доклад сопровождался показом большого количества фотографий, выполненных в местах исследований.

В. В. Якубов (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) на первом апрельском заседании поделился своими впечатлениями об организации гербарного дела в Музее Хоккайдского университета (о-в Хоккайдо, г. Саппоро, Япония) и Музее университета Киото (юг о-ва Хонсю), где он работал с 29 ноября 2007 г. по 2 марта 2008 г. Цель командировки: знакомство с гербарными материалами ряда критических таксонов, слабо представленных или отсутствующих в гербариях России, в том числе род Лапчатка российского Дальнего Востока и Японии; обработка гербарных коллекций, собранных проф. Хидеки Такахаши в Якутии на протяжении нескольких сезонов. Результаты работы доложены в Музее Хоккайдского университета на симпозиуме «Биоразнообразие растений: систематика и география покрытосеменных». Материалы по роду *Potentilla* обрабатываются, предполагается оформить их в виде специального сайта, а в дальнейшем — опубликовать в виде монографии.

Т. А. Москалюк (БСИ ДВО РАН, г. Владивосток) на втором апрельском заседании сделала доклад «Натурализация облепихи на юге Приморья». Облепиха крушиновидная (*Hippophaё rhamnoides*) на территории юга Приморского края является видом-интродуцентом. Уникальные заросли этого кустарника обнаружены автором на восточной окраине г. Уссурийска. История расселения облепихи в пригородной части города связана с отведением дачных участков под строительство картонного комбината и Уссурийской ТЭЦ. На участках с полностью уничтоженной растительностью облепиха инициирует процесс первичной сукцессии. Учитывая высокое противоэррозионное значение облепихи, обусловленное активной вегетативной подвижностью, высокую адаптацию к засухам и морозу, автор рекомендует ее для рекультивации нарушенных ландшафтов на юго-западной части Приморского края.

А. А. Брижатая (БСИ ДВО РАН, г. Владивосток) на этом же заседании в докладе «Лесная растительность бассейна р. Комаровка (учебно-опытный лесхоз Приморской государственной сельскохозяйственной Академии): эколого-географический анализ» представила результаты своих исследований. В работе развиваются проблемы восстановления и оценки устойчивости распределений лесных сообществ, а также выявляются ведущие факторы среды, определяющие закономерности их пространственного распределения в типичном участке южного Приморья — в бассейне р. Комаровка в границах учебно-опытного лесхоза «Дальневосточный», являющегося буферной зоной Уссурийского заповедника. Эта территория, представленная в основном широколиственно-хвойными лесами, уникальна по своим природным и хозяйственным характеристикам. В условиях влажного и теплого климата леса отличаются контрастностью, сочетанием неморальной и бореальной

флоры в одних и тех же элементах фитоценоза, а также высокой сложностью строения. В качестве ведущих факторов среды выбраны характеристик рельефа: абсолютная высота над уровнем моря, экспозиция склона и местоположение (долины, водоразделы, поймы), крутизна склона. Данные характеристики достаточно однозначно определены для горно-лесных территорий рядом математических моделей (Киселев, 1979, 1985, 2000; Пузаченко, Скулкин, 1981). Совокупность результатов исследований представляет специфическую модель лесной растительности, которая позволяет исследовать растительный покров на локальном уровне в аналогичных климатических условиях. Сравнительный анализ показал, что традиционная оценка лесных районов по результатам подробных геоботанических описаний с использованием полного флористического списка в настоящее время является наиболее надежным и проверенным способом использования экологических шкал Л. Г. Раменского.

П. В. Крестов и **А. С. Лелей** (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) на ноябрьском заседании выступили с докладом «Растительный и животный мир Южной Африки». П. В. Крестов принял участие в 51-м симпозиуме международной ассоциации наук о растительности, посвященном эволюционным проблемам в науке о растительности, прошедшем в университетском городе Стелленбош, близ Кейптауна. Он представил доклад «Формирование растительности северной Азии в голоцене». Перед симпозиумом он принял участие в 10-дневной научной экскурсии по Атлантическому побережью Южной Африки от южной оконечности континента до пустыни Намиб. Его лекция на заседании ботанического общества была подробным рассказом об основных африканских биомах: финбосе, кару, суккулентном кару, саванне и пустыне. Лекция была проиллюстрирована большим числом авторских фотографий.

А. С. Лелей был в 2-месячной научной командировке в Южно-Африканской Республике (г. Питермарицбург, университет КваЗулу-Наталь). Участвовал в работе 23-го Международного энтомологического конгресса, который проходил в городе Дурбане, провинция КваЗулу-Наталь. С большим интересом присутствующие просмотрели огромное количество фотоматериалов, демонстрирующих животный и растительный мир этой части Африканского материка.

В. А. Калинкина (БСИ ДВО РАН, г. Владивосток) на декабрьском заседании в докладе «Биоморфология *Trifolium lupinaster* L., *Trifolium pacificum* Bobr.» изложила основные результаты трехлетнего исследования биоморфологии и экологии двух представителей рода *Trifolium* L. (*T. lupinaster* L., *T. pacificum* Bobr.). Впервые на основании результатов детального биоморфологического анализа с учетом структуры подземной и надземной сферы ею охарактеризованы жизненные формы у двух близких в систематическом плане видов. Отмечено, что виды являются полиморфными и в разных экологических условиях формируют до 8 жизненных форм. Выявлены разные варианты развития особей в природе. В результате исследования большого жизненного цикла у клевера люпиновидного выделено 4 варианта, у клевера тихоокеанского — 3 варианта онтоморфогенеза. В докладе показано развитие особей этих видов в условиях культуры, отмечено, что у *T. lupinaster* и *T. pacificum* происходит формирование двух вариантов жизненной формы, но у первого они отличаются по структуре подземных, а у второго — по структуре надземных органов. В результате исследований были выявлены морфологические признаки подтверждающие самостоятельность видов *T. lupinaster* L., *T. pacificum* Bobr.

Г. В. Ван (БСИ ДВО РАН, г. Владивосток) на том же заседании представил результаты исследований флоры сосудистых растений хр. Мяо-Чан (Хабаровский

край). На территории хребта автором было зарегистрировано 529 видов 280 родов и 83 семейства сосудистых растений. Аборигенная флора хребта насчитывает 472 вида (89.3 %), заносные растения представлены 51 видом (9.6 %), вышедшие из культуры — 6 видами (1.1 %). Таксономический анализ флоры хр. Мяо-Чан показал, что флора исследуемой территории бореальная, с некоторыми восточно-азиатскими чертами: 10 ведущих семейств в сумме содержат 254 вида (53.9 %). Лидирующие места в спектре семейств занимают *Asteraceae* (48 видов), *Poaceae* (38), *Cyperaceae* (37), *Rosaceae* (34), *Ranunculaceae* (32) и *Ericaceae* (20). В ходе выполнения биоморфологического анализа семенных растений хр. Мяо-Чан выявлено, что преобладающими во флоре являются травянистые жизненные формы (123 биоморфы — 79.4 %). Среди деревянистых жизненных форм доминируют кустарники, подчеркивая бореальный характер флоры, а относительно высокое долевое участие стланиковых форм объясняется горным характером рельефа. Во флоре хребта обнаружен 21 редкий вид, из которых в «Красную книгу РФ» включено 2 вида, в «Красную книгу Хабаровского края» — 8 и рекомендованы к охране 13 видов.

По уже сложившейся давней традиции в конце года (10 декабря) были проведены очередные 62-е Комаровские чтения, которые состоялись в конференц-зале Биолого-почвенного института ДВО РАН. Было зачитано 7 докладов: «Род пырейник (*Elymus* L., *Poaceae*: *Triticeae*) во флоре России: систематика, распространение, числа хромосом» (Н. Н. Цвелёв, Н. С. Пробатова); «Об оценке сходства и различия в сериях флористических и фитоценотических описаний» (Б. И. Сёмкин, М. В. Горшков); «Растительный покров Ланжинских гор (Охотия)» (В. В. Якубов, А. М. Омелько, В. А. Бакалин, А. В. Великанов, В. Я. Черданцева, И. Ф. Скирина, П. В. Крестов); «Печеночники средних и северных Курильских островов: острова Симушир, Кетой, Расшуа, Шиашкотан, Онекотан» (Т. И. Нюшко); «Динамика структуры древостоев в смешанных лесах Южного Сихотэ-Алиня» (Н. А. Василенко); «Флора и растительность рудника „Берзитовый" и его окрестностей» (В. М. Старченко, И. Г. Борисова); «Водяные орехи (сем. *Trapaceae*) во флоре Дальнего Востока» (Е. Н. Берестенко).

Напечатана «Красная книга Приморского края» (Красная книга Приморского края: Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Владивосток: АВК «Апельсин», 2008. 688 с.), в составлении которой самое активное участие приняли члены Приморского отделения РБО. Это официальное издание вышло под грифами Администрации Приморского края и Биолого-почвенного института ДВО РАН. В книге содержатся необходимые кадастровые сведения (статус охраны, распространение, основные морфологические признаки, особенности биологии, характер мест обитания, численность и лимитирующие факторы, принятые и необходимые меры охраны) о 420 видах редких и находящихся под угрозой исчезновения растений и грибов. Книга издана на хорошей мелованной бумаге, сведения о каждом виде дополнены рисунками и картой распространения. В книге имеются 21 стр. хорошо выполненных цветных иллюстраций. Общий объем книги 688 стр.

Опубликован 55-й выпуск Комаровских чтений (Комаровские чтения. Вып. LV. Владивосток: Дальнаука, 2007. 220 с.), в который включены доклады, прочитанные на 60-х чтениях, состоявшихся во Владивостоке 22 декабря 2006 г. в Биолого-почвенном институте.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 12)

Стр.

PLANTAE FOSSILES

PLANTAE VASCULARES

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА». Т. 94. 2009 г.

Обзорные статьи

Оригинальные статьи

Сообщения

Систематические обзоры и новые таксоны

Флористические находки

Коллекции

Методика ботанических исследований

Охрана растительного мира

Числа хромосом

История науки

Юбилеи и даты

Потери науки

Критика и библиография

Хроника

В Русском ботаническом обществе

Правила для авторов

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2009. VOL. 94. N 12)

IN THE RUSSIAN BOTANICAL SICIETY

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2009. Т. 94. № 12)

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

Опечатки и исправления в Ботаническом журнале за 2009 г.

Том	№	Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
94	2	185	16-я снизу	Е. В. Мародиева	Е. В. Мавродиева
94	2	319	17—18 сверху	*gerardianae*	*gerardiana*
94	3	3-я полоса обложки	2-я снизу	Resolution of the XII Delegate congress... 479	Resolution of the XII Delegate congress... 478
94	3	4-я полоса обложки	2-я снизу	Резолюция XII Делегатского съезда... 479	Резолюция XII Делегатского съезда... 478
94	4	545	18-я снизу	...исчезло 12 % видов...	...исчезло 19 % видов...
94	4	546	26- сверху	Участки Старая и Новая Сильвия, белая береза занимают...	Участки Старая и Новая Сильвия, Белая береза занимают...
94	4	624	21-я сверху	**Аверьянова А. Л.** Ископаемые листья *Euptelea* (*Eupteleaceae*) позднего эоцена Восточного Казахстана	**Аверьянова А. Л.** Ископаемые листья *Euptelea* (*Eupteleaceae*) из позднего эоцена Восточного Казахстана
94	5	781	19-я сверху	*Lilium henryi*	*Lilium henry*
94	5	782	19-я сверху	*Lilium henryi*	*Lilium henry*
94	7	1096	8-я сверху	**Ляшенко О. А.** Альгоценозы толщ песка в пограничной зоне «вода—берег» Рыбинского водохранилища	**Ляшенко О. А.** Альгоценозы толщи песка в пограничной зоне «вода—берег» Рыбинского водохранилища
94	8	3-я полоса обложки	12-я сверху	**Зорина А. А., Коросов А. В.** Изменчивость показателей и индексов асимметрии признаков в кроне листа *Betula pendula* (*Betulaceae*)	**Зорина А. А., Коросов А. В.** Изменчивость показателей и индексов асимметрии признаков в кроне *Betula pendula* (*Betulaceae*)
94	9	1418	24-я сверху	**Князев М. С.** Виды родства *Astragalus karelinianeus* (*Fabaceae*) на Урале	**Князев М. С.** Виды родства *Fstragalus karelinianus* (*Fabaceae*) на Урале
94	10	3-я полоса обложки	20-я сверху	**Пименов А. В., Седельников Т. С., ...**	**Пименов А. В., Седельникова Т. С., ...**

ДЛЯ ЗАМЕТОК

ДЛЯ ЗАМЕТОК

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 12. 1753—1904.